



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Dinosaurios saurópodos de la Formación Los Llanos (Cretácico, La Rioja, Argentina) : ocurrencia, caracterización sistemática y tafonómica, bioestratigrafía, análisis paleoambientales y sus implicancias geológico-regionales

Hechenleitner, Esteban Martín

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Fernández, Marta S.

Co-dirección: Grellet-Tinner, Gerald

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2017

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20170417001513>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

Esteban Martín Hechenleitner

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS (CRETÁCICO, LA RIOJA, ARGENTINA):

OCURRENCIA, CARACTERIZACIÓN SISTEMÁTICA Y TAFONÓMICA, BIOESTRATIGRAFÍA,
ANÁLISIS PALEOAMBIENTALES Y SUS IMPLICANCIAS GEOLÓGICO-REGIONALES

tesis doctoral



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

DIRECTORES
Dra. Marta S. Fernández
Dr. Gerald Grellet-Tinner

**DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS
(CRETÁCICO, LA RIOJA, ARGENTINA): OCURRENCIA, CARACTERIZACIÓN
SISTEMÁTICA Y TAFONÓMICA, BIOESTRATIGRAFÍA, ANÁLISIS PALEOAM-
BIENTALES Y SUS IMPLICANCIAS GEOLÓGICO-REGIONALES**

por

Esteban Martín Hechenleitner

TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

Directora: Marta S. Fernández

Codirector: Gerald Grellet-Tinner



ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	4
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	7
INTRODUCCIÓN GENERAL	7
ORGANIZACIÓN GENERAL DE LA TESIS	9
RESEÑA DE LOS HALLAZGOS EN EL CRETÁCICO RIOJANO	10
PROBLEMÁTICA	12
OBJETIVO GENERAL	12
CAPÍTULO II. MATERIALES Y METODOLOGÍA GENERAL	13
MATERIALES	13
Material óseo	13
Individuo 1	14
Individuo 2	14
Individuo 3	14
Individuo 4	14
Material oológico	14
Sanagasta	14
Tama	15
Géneros y especies incluidas en el texto	15
Géneros y especies válidas	15
Géneros y especies parataxonómicas	16
Abreviaciones institucionales	16
METODOLOGÍA GENERAL	16
Geología y tafonomía	16
Preparación de restos fósiles	17
Secciones delgadas	17
Microscopía electrónica de barrido (MEB)	17
Anatomía	17
Imagen	19
Marco filogenético	19
Consideraciones sobre la parataxonomía de restos oológicos	19
CAPÍTULO III. MARCO GEOLÓGICO	21
INTRODUCCIÓN	21
El Mesozoico de la provincia de La Rioja	23
Formación Los Llanos	23
Sanagasta, Sierra de Velasco	25
Tama, Sierra de Los Llanos	27
Objetivos específicos	28
MÉTODOS	28
RESULTADOS	30
Paleosuelos cumulativos en la localidad de Tama	30
Pedotipo Tama	31
Pedotipo Colozacán	33
DISCUSIÓN	33
Estratigrafía y paleoambientes de la Formación Los Llanos	34
Edad e implicancias sobre los esquemas geotectónicos vigentes	36
CONCLUSIONES	39
CAPÍTULO IV. DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS	41
INTRODUCCIÓN	41

Objetivos específicos	43
DESCRIPCIÓN Y COMPARACIONES	43
Individuo 1. CRILAR-Pv 518 (A-I)	43
CRILAR-Pv 518a	44
CRILAR-Pv 518b	44
CRILAR-Pv 518c	47
CRILAR-Pv 518d-i	49
Individuo 2. CRILAR-Pv 509a-c	49
Ulna (CRILAR-Pv 509a)	49
Pubis (CRILAR-Pv 509b)	51
Fémur (CRILAR-Pv 509c)	52
Individuos 3 (CRILAR-Pv 510) y 4 (CRILAR-Pv 511)	52
Individuo 3 - Ilion (Crilar-Pv 510)	52
Individuo 4 - Vertebra caudal posterior (CRILAR-Pv 511)	53
DISCUSIÓN	54
Consideraciones sobre el espécimen CRILAR-Pv 518	54
Consideraciones sobre el espécimen CRILAR-Pv 509	55
Consideraciones sobre los especímenes CRILAR-Pv 510 y 511	57
CONCLUSIONES	58
 CAPÍTULO V. SITIOS DE NIDIFICACIÓN DE DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS	 59
INTRODUCCIÓN	59
Objetivos específicos	63
MÉTODOS	65
Secciones delgadas	66
Microscopía electrónica de barrido (MEB)	66
Tomografía computada	66
Tomografía clínica	66
Micro-tomografía computada de alta resolución (micro-CT)	66
Conductancia de vapor de agua en las cáscaras de huevo de Sanagasta	67
RESULTADOS	69
Sanagasta	69
Generalidades	70
Huevos	71
Cáscaras	72
Tama	75
Generalidades	75
Huevos	78
Cáscaras	81
DISCUSIÓN	84
Identificación taxonómica	84
Preservación de tejidos blandos	87
Aspectos paleobiológicos de los sitios de nidificación de Sanagasta y Tama	89
Sanagasta	89
Tama	92
¿Especies de titanosaurios con comportamientos de nidificación distintos?	96
CONCLUSIONES	95
 CAPÍTULO VI. ESTRATEGIAS DE NIDIFICACIÓN DE LOS TITANOSAURIA	 97
INTRODUCCIÓN	97
Objetivos específicos	98
MÉTODOS	99
RESULTADOS	100
Auca Mahuevo, Argentina	100
Totești, Rumania	101

Gyeongsang, Corea del Sur	104
Dholi Dungri, India	105
Rennes-le-Château y Albas, Francia	106
Coll de Nargó, España	107
DISCUSIÓN	108
Estrategias de nidificación en Megapodiidae actuales	108
Estrategias de nidificación en Titanosauria	111
CONCLUSIONES	118
 CAPÍTULO VII. CONCLUSIÓN GENERAL	 119
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	121
APÉNDICE 1	146
APÉNDICE 2	150

AGRADECIMIENTOS

Primeramente agradezco a mis directores, Marta Fernández y Gerald Grellet-Tinner por acompañarme y orientarme en el desarrollo de este trabajo de tesis.

A Lucas Fiorelli, amigo y compañero de aventuras paleontológicas que me hizo parte de sus proyectos y de sus ideas, invitándome a soñar con el pasado Mesozoico de la provincia de La Rioja. Es para mí un inmenso orgullo haber podido continuar con sus investigaciones en las localidades fosilíferas de la Formación Los Llanos, donde se recuperaron gran cantidad de vertebrados fósiles, gracias a proyectos encabezados por él.

A mis otros dos compañeros de oficina, Mariano Larrovere y Pablo Alasino, quienes entre asados y vinos compartieron su amistad conmigo y me brindaron su apoyo en cada día de trabajo tanto en la oficina como en el campo.

Agradezco enormemente a todo el personal del Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja (CRILAR-CONICET), en especial a los Tecs. Sergio de la Vega y Carlos Bustamante por su colaboración en el campo y en el laboratorio.

A Giorgio Basilici, Jeremías Taborda, Sebastián Rocher, Marcos Macchioli Grande, Javier Torrén, Tatiana Sánchez, Alejandro Haluza, Agustín Martinelli, Martín Ezcurra, Sebastián Apesteguía, Pablo Gallina, Jorge González, Ignacio Maniel, por acompañarme en los trabajos de campo.

A Emilio Vaccari y Gabriela Cisterna por permitirme el acceso a la colección de paleontología de vertebrados del Museo de Ciencias Antropológicas y Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja.

Hago extensivo el agradecimiento a Julia Desojo, Belén Sathicq, Ana Carignano, José Carballido, Pablo Puerta, Alejandro Otero, Matthew Lamanna, Matthew Foley, Mike Thompson, Roger Benson, Rodolfo Coria, Stephen Poropat, Mark Young, Paul Upchurch, Tim Holt, Gastón Martínez, Victoria Salvadeo, Belén von Baczko, Magalí Cárdenas, Ignacio Cerda, Andrea Arcucci, Jaime Powell, Esteban Crespo, Bernarda Epele, Mariano Cipollone, José O’Gorman, Javier Echevarría, Daniel Cabrera.

Al CONICET, la ANPCyT y la Jurassic Foundation por financiar mis investigaciones.

Al Gobierno de la provincia de La Rioja y la Secretaría de Cultura de La Rioja, por el apoyo constante. Agradezco también a toda la comunidad de Tama (Dto. A.V. Peñaloza, La Rioja), en especial a su intendente, José Albarracín y a Queca Banega, gran cocinera, por su hospitalidad y apoyo constante. Además, extendiendo el agradecimiento a Héctor Romero y familia por permitirnos siempre el acceso a su campo.

Al Hospital de la Madre y el Niño de La Rioja y en especial a Alfredo Sangiorgio por su colaboración con las imágenes de tomografía computada.

A mis grandes amigos Juan Amaya y Tomás Marina, con quienes tuve la dicha de compartir mi formación de grado en la Universidad Nacional de La Plata. La amistad y ,tal vez el destino, hicieron que Juan cruzara el país conmigo para conocer La Rioja. Hoy, cinco años después, compartimos una mesa llena de papeles sobre la que escribimos nuestras tesis. Mi especial agradecimiento para él por estar siempre.

A mis viejos, Mabel y Gabriel, y mis hermanos, Noelia y Franco, por apoyarme en todos mis proyectos y por estar siempre.

A Léa, por cambiarme la vida.

RESUMEN

Los saurópodos titanosaurios fueron dinosaurios saurísquios que habitaron todos los continentes, entre el Jurásico Tardío y el Cretácico. Fueron cuadrúpedos amniotas caracterizados típicamente por poseer cuello y cola largos y cabeza proporcionalmente pequeña. Si bien sus restos óseos han sido hallados en todos los continentes, sólo se conocen sitios de nidificación en Asia, Europa, África y Sudamérica. Durante el Cretácico Tardío los Titanosauria experimentaron una gran radiación sudamericana, evidenciada por más de una veintena de géneros a los que se suma la ocurrencia de casi la misma cantidad de sitios de nidificación, distribuidos en todo el continente.

A pesar de ser extenso, el conocimiento sobre los Titanosauria sudamericanos del Cretácico se concentra principalmente en el sur de Brasil y la Patagonia argentina. Sin embargo, en los últimos años su registro se ha visto ampliado en otras regiones como el Noroeste de Argentina, a partir del hallazgo de restos óseos (Arcucci *et al.*, 2005; Hechenleitner *et al.*, 2014a) y nuevos sitios de nidificación en la provincia de La Rioja (Tauber, 2007; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Hechenleitner *et al.*, 2016b). Desde el punto de vista paleobiogeográfico, el conocimiento de los titanosaurios del Cretácico de La Rioja resulta de gran interés ya que se encuentran en una posición geográfica intermedia entre el sur de Brasil y Patagonia, en un contexto distinto al actual, en el que grandes áreas del continente se hallaban sumergidas.

Actualmente, existen reportes que mencionan la presencia de titanosaurios en dos unidades

Cretácicas: las formaciones Ciénaga del Río Huaco (Arcucci *et al.*, 2005) y Los Llanos (Tauber, 2007; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Hechenleitner *et al.*, 2014a; Hechenleitner *et al.*, 2016b). Esta tesis comprende la recuperación, descripción y taxonomía de los restos de saurópodos titanosaurios hallados específicamente en la Formación Los Llanos, en las localidades de Sanagasta y Tama. Con ello se propone resolver una serie de interrogantes geológicos y paleontológicos de gran interés local y regional. Entre los primeros se destaca la controversia respecto a la edad de la Formación Los Llanos (Hechenleitner *et al.*, 2014b; Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2014) y sus implicancias en relación a los modelos geotectónicos propuestos para explicar el levantamiento de las Sierras Pampeanas en La Rioja. Desde el punto de vista paleontológico, se busca expandir el conocimiento de la evolución de los saurópodos Cretácicos del sur de Sudamérica fuera de Patagonia, mediante el estudio profundo del registro de este grupo en la Formación Los Llanos. Esto involucra material osteológico, fundamental para establecer vínculos con especies ya conocidas, y material oológico. En relación a este último, cabe mencionar el reciente descubrimiento del sitio de nidificación de saurópodos titanosaurios de Tama, el cual se suma al ya conocido sitio de nidificación de Sanagasta. Si bien los titanosaurios parecen haber utilizado sitios específicos y localizados como áreas de nidificación, no se han llevado a cabo investigaciones que permitan comprender las posibles razones ecológicas y geológicas que actuaron en la selección de estos sitios de nidificación en todo el mundo. Es por ello que se propone realizar un estudio comparativo que proporcione una base sólida sobre la cual establecer hipótesis vinculadas a la compleja biología reproductiva de estos gigantes extintos, partiendo del estudio detallado de los sitios de Tama y Sanagasta.

Como resultado del análisis de las asociaciones fósiles de la Formación Los Llanos en Tama y Sanagasta fue posible reconocer el carácter autóctono (o más raramente parautóctono) de acumulaciones óseas y oológicas, descartándose así la posibilidad de que los restos provengan de una unidad más antigua, tal como fuera propuesto por Dávila y Lithgow-Bertelloni (2014). En un contexto más general, la presencia de restos fósiles autóctonos en las exposiciones de la Formación Los Llanos en Tama y Sanagasta permite confirmar la edad Cretácica de la unidad y sugieren, al mismo tiempo, una revisión de los modelos geotectónicos que la consideran Miocena (e.g. Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2013; 2015).

El estudio exhaustivo de los restos óseos hallados en Tama permitió identificar al menos cuatro individuos representados por escasos restos. Sin embargo, fue posible reconocer que todos ellos corresponden a formas intermedias de titanosaurios, identificados aquí como *Lithostrotia* no saltasaurinos. En particular, las caudales medias del espécimen CRILAR-PV 518 presentan una serie de características que sugieren una estrecha relación con titanosaurios del sur de Brasil, e.g. *Baurutitan*.

Por su parte, el estudio detallado de los huevos y cáscaras de huevo de Tama y Sanagasta arrojó resultados consistentes con la asignación taxonómica provista por el material óseo, aunque sólo permite asignar el material a Titanosauria. El estudio morfológico, que incluyó técnicas clásicas de microscopía óptica y electrónica, se basó también en imágenes obtenidas a partir de microtomografía compu-

tada de alta resolución (micro-CT). Cabe destacar que esta técnica fue utilizada por primera vez en cáscaras de huevo fósiles en el marco de esta tesis. Los diversos análisis permitieron reconocer numerosos caracteres (e.g. forma y tamaño del huevo, cáscaras monoestratificadas, compuestas por unidades de calcita, con cristales que radian desde centros de nucleación ubicados en la base de la cáscara y ornamentación nodular de la superficie externa de las mismas, presencia de un complejo sistema de canales de poro que se ramifican en forma de Y), que vinculan estrechamente a los huevos de Tama y Sanagasta, aunque algunos de ellos, e.g. espesor de las cáscaras, justificarían una diferenciación a nivel de especie. Esta diferenciación, junto con la interpretación de distintos contextos de sedimentación para cada sitio, sugiere fuertemente que al menos dos especies de titanosaurios diferentes anidaron en La Rioja durante el Cretácico Tardío, utilizando diferentes estrategias de nidificación.

El estudio con micro-CT permitió realizar la primera reconstrucción tridimensional del sistema de canales de poro de las cáscaras de huevo de Sanagasta. Esta novedosa técnica sugiere que la conductancia de las cáscaras podría haber aumentado hasta siete veces más de lo que se estimó previamente durante la incubación, a medida que era erosionada en el ambiente hidrotermal de Sanagasta. Además, las observaciones basadas en micro-CT muestran que la ampliación constante y la ramificación de los canales de poro forman un sistema de canales complejo en forma de embudo. La alta densidad de canales de poros y la presencia de una red lateral de canales en la carcasa reducen los riesgos de obstrucción de los poros durante la incubación prolongada de estos huevos en un ambiente de incubación fangoso y con alta humedad relativa.

Finalmente, el análisis combinado de los sitios de nidificación del Cretácico riojano y los sitios de Auca Mahuevo (Argentina), Totești (Rumania), Gyeongsang (Corea del Sur), Dholi Dungri (India), Rennes-le-Château y Albas (Francia) y Coll de Nargó (España) sugieren que los titanosaurios incubaron sus huevos utilizando fuentes externas de calor, en condiciones de enterramiento dentro del sustrato. Teniendo en cuenta la composición de las acumulaciones de huevos y su geometría, la naturaleza y propiedades de los sedimentos portadores, la estructura de las cáscaras de huevo y su conductancia, parecería que los titanosaurios adoptaron comportamientos de nidificación comparables a los de las megápodos actuales, utilizando estrategias de nidificación en montículos y/o en huecos excavados en el sustrato.

ABSTRACT

Titanosaur sauropods were saurischian dinosaurs that inhabited all continents, from the Late Jurassic to the end of the Cretaceous. These quadruped amniotes are typically characterized by having long necks and tails and proportionally small heads. Although their skeletal remains have been found on every continent, their nesting sites were only found in Asia, Europe, Africa and South America. During the Late Cretaceous the Titanosauria experienced a great radiation in South America, as evidenced by more than twenty genera and the occurrence of almost the same amount of nesting sites, distributed throughout the continent.

Despite being abundant, the record of Cretaceous South American Titanosauria is mainly concentrated in southern Brazil and Patagonia, in Argentina. However, in recent years the knowledge of Titanosauria in other regions such as Northwestern Argentina has been extended by the discovery of skeletal remains (Arcucci *et al.*, 2005; Hechenleitner *et al.*, 2014a) and new nesting sites (Tauber, 2007; Grellet-Tinner and Fiorelli, 2010; Hechenleitner *et al.*, 2016) found in the La Rioja province. From the paleobiogeographical point of view, knowledge of the Cretaceous titanosaurs of La Rioja is of great interest since they are in an intermediate geographical position between southern Brazil and Patagonia, in a context different from the present, in which large areas the continent were submerged.

Currently, there are reports that mention the presence of Titanosaurs in La Rioja, in two Cretaceous units: the Ciénaga del Río Huaco (Arcucci *et al.*, 2005) and Los Llanos Formations (Tauber, 2007;

Grellet-Tinner and Fiorelli, 2010; Hechenleitner *et al.*, 2014a; Hechenleitner *et al.*, 2016b). This thesis comprises the recovery, description and taxonomy of the remains of titanosaur sauropods found specifically in the Los Llanos Formation in the Sanagasta and Tama localities. This is proposed to solve a series of geological and paleontological questions of great local and regional interest. Among the first, controversy stands regarding the age of the Los Llanos Formation (Hechenleitner *et al.*, 2014b., Dávila and Lithgow-Bertelloni, 2014) and its implications in relation to geotectonic models proposed to explain the Sierras Pampeanas uplift in La Rioja. From the paleontological point of view, it seeks to expand the knowledge on the evolution of the Cretaceous sauropods from southern South America, outside Patagonia, through the deep study of the record of this group in the Los Llanos Formation. This involves osteological material, essential to establish links with known species, and oological material. Regarding the latter, we should mention the recent discovery of the Tama titanosaur nesting site, which adds to the already known Sanagasta nesting site. While titanosaurs appear to have used specific and localized sites as nesting areas, research have not been carried out to understand the possible ecological and geological biases that acted for the selection of these nesting sites worldwide. It is proposed here to carry out a comparative study to provide a solid basis on which to establish hypotheses linked to the complex reproductive biology of these extinct giants, based on the detailed study of Tama and Sanagasta.

As a result of the analysis of the fossil associations of the Los Llanos Formation in Tama and Sanagasta it was possible to recognize the autochthonous (or more rarely parautochthonous) character of bone and egg accumulations, thus ruling out the possibility that the remains come from an older unit, such as it was proposed by Davila and Lithgow-Bertelloni (2014). In a broader context, the presence of autochthonous fossil remains in the exposures of the Los Llanos Formation in Tama and Sanagasta confirms the Cretaceous age of this unit and suggests, at the same time, a review of the geotectonic models that consider it Miocene in age (e.g. Davila and Lithgow-Bertelloni, 2013; 2015).

The exhaustive study of the skeletal remains found in Tama allowed to identify at least four individuals represented by few elements. However, it was possible to recognize that all correspond to intermediate forms of titanosaurs, identified here as non saltasaurine Lithostrotia. In particular, the mid-caudals of the specimen CRILAR-PV 518 show a number of features that suggest a close relationship with titanosaurs found in southern Brazil, e.g. *Baurutitan*.

Meanwhile, the detailed study of eggs and eggshells from Tama and Sanagasta proved to be consistent with the taxonomic interpretation based on the bone material, although it is only possible to assign the material to Titanosauria. The morphological study, which included classical techniques of optical and electron microscopy, was also based on images obtained from high resolution computed microtomography (micro-CT). Note that this technique was first used on fossil eggshells in the framework of this thesis. The various analyses allowed to recognize many characters (e.g. egg size and shape, monolayered eggshells, composed of units of calcite crystals radiating from nucleation centers located

at the base of the shell and nodular ornamentation on their outer surface, presence of a complex pore canal system, with canals that branch in a Y-shaped pattern), closely linking Tama and Sanagasta eggs, although some others, e.g. eggshell thickness, justify a differentiation at the species level. This distinction, along with the interpretation of different contexts settling for each site, strongly suggests that at least two different species of titanosaurs nested in La Rioja during the Late Cretaceous, using different nesting strategies.

The micro-CT analyses allowed for the first three-dimensional reconstruction of the pore canal system of the Sanagasta eggshells. This novel approach suggests that the shell conductance could have risen during incubation to seven times more than previously estimated as the eggshell erodes. In addition, micro-CT observations reveal that the constant widening and branching of pore canals form a complex funnel-like pore canal system. Furthermore, the high density of pore canals and the presence of a lateral canal network in the shell reduce the risks of pore obstruction during the extended incubation of these eggs in a relatively highly humid and muddy nesting environment.

Finally, the combined analysis of the Cretaceous nesting sites of La Rioja and Auca Mahuevo (Argentina), Totești (Romania), Gyeongsang (South Korea), Dholi Dungri (India), Rennes-le-Château and Albas (France) and Coll de Nargó (Spain) strongly suggests their eggs were incubated with environmental sources of heat, in burial conditions. Taking into account the clutch composition and geometry, the nature and properties of the sediments, the eggshells' structures and conductance, it would appear that titanosaurs adopted nesting behaviors comparable to the modern Australasian megapodes, using burrow-nesting in diverse media and mound-building strategies.

CAPÍTULO I.

INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los saurópodos fueron dinosaurios Mesozoicos (Bonaparte y Coria, 1993; Wilson y Upchurch, 2003; Upchurch *et al.*, 2004; Curry-Rogers, 2005) que vivieron en todos los continentes, posiblemente desde el Triásico Tardío (Carniano) hasta el gran evento de extinción masiva, hacia fines del período Cretácico (Curry-Rogers y Wilson, 2005). Estos herbívoros cuadrúpedos, con un plan corporal relativamente conservativo, son fácilmente reconocibles por su cabeza proporcionalmente pequeña y largos cuellos y colas. A lo largo de su rica historia evolutiva su masa corporal ha experimentado una sorprendente variabilidad, desde formas empequeñecidas en ecosistemas insulares que no superaron la tonelada (Benton *et al.*, 2010; Csiki *et al.*, 2010; Stein *et al.*, 2010) hasta especies de tamaño gigantesco, con estimaciones de masa corporal que superan las 60 t, e.g. *Argentinosaurus huinculensis* (Upchurch *et al.*, 2004; Sander *et al.*, 2011; Benson *et al.*, 2014; Bates *et al.*, 2016).

En nuestro país, el registro del grupo es abundante y diverso, registrándose desde ancestros del grupo, hallados en las cuencas de Ischigualasto-Villa Unión (en San Juan y La Rioja) y El Tranquilo (en Santa Cruz), hasta los Titanosauria, su linaje más derivado. Estos últimos alcanzaron una distribución mundial (incluyendo Antártida) durante el Cretácico (Curry-Rogers, 2005; Mannion *et al.*, 2011; Cerda

et al., 2012) y de acuerdo a Mannion y Upchurch (2010, 2011) prefirieron hábitats netamente continentales por sobre los ambientes costeros. En Sudamérica fueron particularmente diversos, posiblemente debido al aislamiento geográfico, reportándose hasta el momento más de una veintena de géneros (Upchurch y Barrett, 2005; Mannion *et al.*, 2011; Zaher *et al.*, 2011; Vieira *et al.*, 2014; García *et al.*, 2015; Otero y Salgado, 2015).

El registro de los Titanosauria en Argentina está fuertemente sesgado a la Patagonia (Otero y Salgado, 2015). Por el contrario, el conocimiento de este grupo en la región del Noroeste Argentino (NOA) es comparativamente muy escaso y representado por un solo taxón: *Saltasaurus loricatus*, del Campaniano-Maastrichtiano del Grupo Salta, en la provincia homónima. Además, se conocen restos de saurópodos titanosaurios procedentes de la localidad de Quebrada de Santo Domingo, en la Precordillera riojana, que fueron reportados hace poco más de una década (Arcucci *et al.*, 2005). Estos materiales están depositados en la colección del Museo de Ciencias Antropológicas y Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja e incluyen dos vértebras caudales (UNLR 077) que se corresponden (parcialmente) con el material reportado por Arcucci *et al.* (2005), con los números UNLR 061 a UNLR 063. De acuerdo con los autores, la procelia de los cuerpos vertebrales, la altura de los arcos neurales y la posición posterior de su baja espina neural permiten asignar las vértebras caudales a Titanosauria. Posiblemente debido al carácter fragmentario de los restos y al complejo esquema estratigráfico de la región (Arcucci *et al.*, 2005; Vizán *et al.*, 2013), esta localidad no ha recibido mayor atención hasta el momento.

Recientemente, la prospección geológica y paleontológica de los sedimentos Cretácicos de la Formación Los Llanos, expuesta en parches aislados en las planicies del sur de la provincia de La Rioja, ha dado entre sus resultados más significativos, tales como la recuperación de nuevos fósiles de saurópodos, incluyendo el conocido sitio de nidificación del Parque Geológico Sanagasta y los restos óseos (Fiorelli *et al.*, 2011b; Hechenleitner *et al.*, 2014a) y oológicos (Hechenleitner *et al.*, 2015b) hallados más recientemente en exposiciones de la misma unidad en la localidad de Tama, en el sur de la provincia.

La información disponible del sitio de nidificación de Sanagasta y sus acumulaciones de huevos (la cual incluye aspectos estratigráficos, tafonómicos, morfológicos y paleobiológicos) brinda un marco más que adecuado para lograr un conocimiento más profundo de las estrategias reproductivas de los saurópodos. Así, permite avanzar sobre varios interrogantes que aún quedan por resolver tales como la asignación taxonómica precisa del material y los aspectos biomecánicos y fisiológicos involucrados en la compleja adaptación de esta especie de dinosaurios saurópodos a incubar sus huevos en un ambiente hidrotermal (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010). Por su parte, el reciente descubrimiento de restos esqueléticos de saurópodos y de un nuevo sitio de nidificación en la localidad de Tama (Hechenleitner *et al.*, 2014a; 2016a), brinda la posibilidad excepcional de realizar un estudio comparativo en sitios de nidificación cercanos entre sí (c.200 km) y que se presumen contemporáneos.

Los múltiples hallazgos de saurópodos en la Formación Los Llanos, proporcionan un marco ideal

para avanzar en el conocimiento de este grupo en el NOA, una región clave para entender las eventuales relaciones paleobiogeográficas entre las faunas del Sur de Brasil y Patagonia. Y, al mismo tiempo, la ocurrencia de dos sitios de nidificación en la misma unidad permitirá profundizar en la comprensión de la compleja biología reproductiva de este extraordinario grupo de megaherbívoros.

ORGANIZACIÓN GENERAL DE LA TESIS

La presente tesis se propone estudiar el registro de dinosaurios saurópodos en la provincia de La Rioja, abordando múltiples aspectos geológicos y biológicos que permitan comprender las razones por las cuales eligieron diversos sitios dentro de la provincia como áreas de nidificación. El desarrollo de esta investigación se ordena en siete capítulos. El presente capítulo (Capítulo I) presenta una introducción general al contexto paleontológico, geológico e histórico que da marco a esta tesis y, al final del mismo, se describe el objetivo general. El siguiente capítulo (Capítulo II) comprende una reseña general de los materiales estudiados y la metodología general empleada durante el desarrollo de la tesis. Cabe aclarar que, dada la diversidad y especificidad de los métodos empleados en distintas etapas de la investigación, sus particularidades se describen al comienzo de cada uno de los capítulos siguientes, luego de una introducción breve. A continuación, el Capítulo III comprende el escenario geológico en el que fueron hallados los distintos restos fósiles de saurópodos. El capítulo contiene la descripción de las características sedimentológicas y estratigráficas de las exposiciones de la Formación Los Llanos que contienen restos fósiles de interés para esta tesis. A partir de la contextualización del registro paleontológico se plantea una discusión sobre la edad controvertida de la Formación Los Llanos y sus implicancias sobre los modelos geotectónicos vigentes, vinculados al levantamiento de las Sierras Pampeanas. Los Capítulos IV y V atañen exclusivamente al registro de Sauropoda (Dinosauria: Saurischia) de la Formación Los Llanos (La Rioja, Argentina). El primero de ellos corresponde a la descripción del material óseo asignado a este clado, el cual fue hallado en su totalidad en la localidad de Tama. Aquí se propone identificar taxonómicamente dichos restos a partir de la comparación con los Sauropoda del Cretácico Superior de Sudamérica. El Capítulo V aborda el registro de sitios de nidificación de dinosaurios saurópodos de la provincia, contenidos en la Formación Los Llanos. En este capítulo se describen y comparan exhaustivamente los restos oológicos de los sitios de nidificación de Sanagasta y Tama, empleando metodologías clásicas (estudios con microscopía óptica y electrónica) y novedosas para la disciplina, como la tomografía clínica y la microtomografía computada. Cabe destacar que esta última herramienta fue aplicada aquí por primera vez al estudio de caracteres microestructurales de cáscaras de huevo de dinosaurios saurópodos. Al final del capítulo, las descripciones del material oológico se combinan con la información geológica y paleoambiental para comprender aspectos de la biología reproductiva de los saurópodos que habitaron La Rioja durante el Cretácico Tardío. El Capítulo VI se propone contextualizar a los sitios de nidificación de Sanagasta y Tama en el escenario global del Cretácico Superior. A partir de un *racconto* minucioso de la información paleontológica, geológica y paleoam-

biental de los sitios de nidificación asignados a Titanosauria en todo el mundo se propone que el desarrollo de un comportamiento lábil de nidificación, utilizando estrategias de incubación dentro del sustrato (en montículos o excavaciones en el suelo), fue fundamental en el éxito evolutivo de este grupo, permitiéndoles distribuirse en todos los continentes durante el final de la Era Mesozoica. Finalmente, el Capítulo VII condensa las conclusiones generales de la tesis.

RESEÑA DE LOS HALLAZGOS EN EL CRETÁCICO RIOJANO

La primera descripción detallada de las sedimentitas de la Formación Los Llanos datan de hace más de un siglo, cuando Guillermo Bodenbender, en su “Constitución geológica de la parte meridional de La Rioja y regiones limítrofes, República Argentina” (Fig. 1.1A-C) las identificara como “Supracretáceas”, basándose exclusivamente en correlaciones estratigráficas (Bodenbender, 1911). Esta interpretación fue cuestionada algunas décadas más tarde por varios autores, que se basaron en correlaciones con una unidad portadora de restos de *Chasicotherium rothi*, en la provincia de San Luis, para justificar su asignación al Neógeno (Chasiconense, *sensu* Pascual, 1954). Más recientemente su edad fue restringida al lapso Mioceno Medio – Mioceno Tardío (Ezpeleta *et al.*, 2006).

No fue sino hasta comienzos del nuevo milenio que se produjo el hallazgo fortuito de los primeros restos de vertebrados para la Formación Los Llanos en la provincia de La Rioja. Hünicken *et al.* (2001) notificaron el descubrimiento de cáscaras de huevos de dinosaurios saurópodos en los afloramientos de esta unidad en el valle de Sanagasta. Ya el primer trabajo extenso sobre el sitio, basado casi exclusivamente en cáscaras de huevo aisladas dio cuenta de su similitud con cáscaras halladas en unidades identificadas como Campaniano-Maastrichtianas de Argentina (La Pampa y Río Negro) y Uruguay (varios departamentos del oeste). Sobre la base de estas comparaciones, el autor identificó a las cáscaras de huevo de Sanagasta dentro del esquema clasificatorio parataxonómico como pertenecientes a la especie *Sphaerovum erbeni*, en la oofamilia Faveoololithidae Zhao y Ding, 1976. Sin embargo, la propuesta de retomar la asignación Cretácica de la Formación Los Llanos fue desacreditada por otros autores que sugirieron que al tratarse de cáscaras aisladas podrían haber sido afectadas por el retrabajo de una unidad más antigua (Ezpeleta *et al.*, 2006). Rápidamente, los sucesivos trabajos encabezados por el Dr. Lucas E. Fiorelli (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012, 2013; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a) dieron cuenta de la autoctonía de los restos, al hallar más de 90 acumulaciones de huevos preservadas *in situ*.

Casi de manera simultánea con las investigaciones llevadas adelante en el Parque Geológico Sanagasta y alrededores, el Departamento de Geociencias del CRILAR emprendió una serie de trabajos de prospección geológica y paleontológica en otros afloramientos de la Formación Los Llanos ubicados al sur de la Provincia de La Rioja. Como resultado se obtuvieron decenas de restos fósiles de vertebrados entre los que se reconocen fragmentos craneanos de una nueva especie de cocodrilos “Notosuchia avanzados” denominada *Llanosuchus tamaensis* (Fiorelli *et al.*, 2016), fragmentos correspondientes al

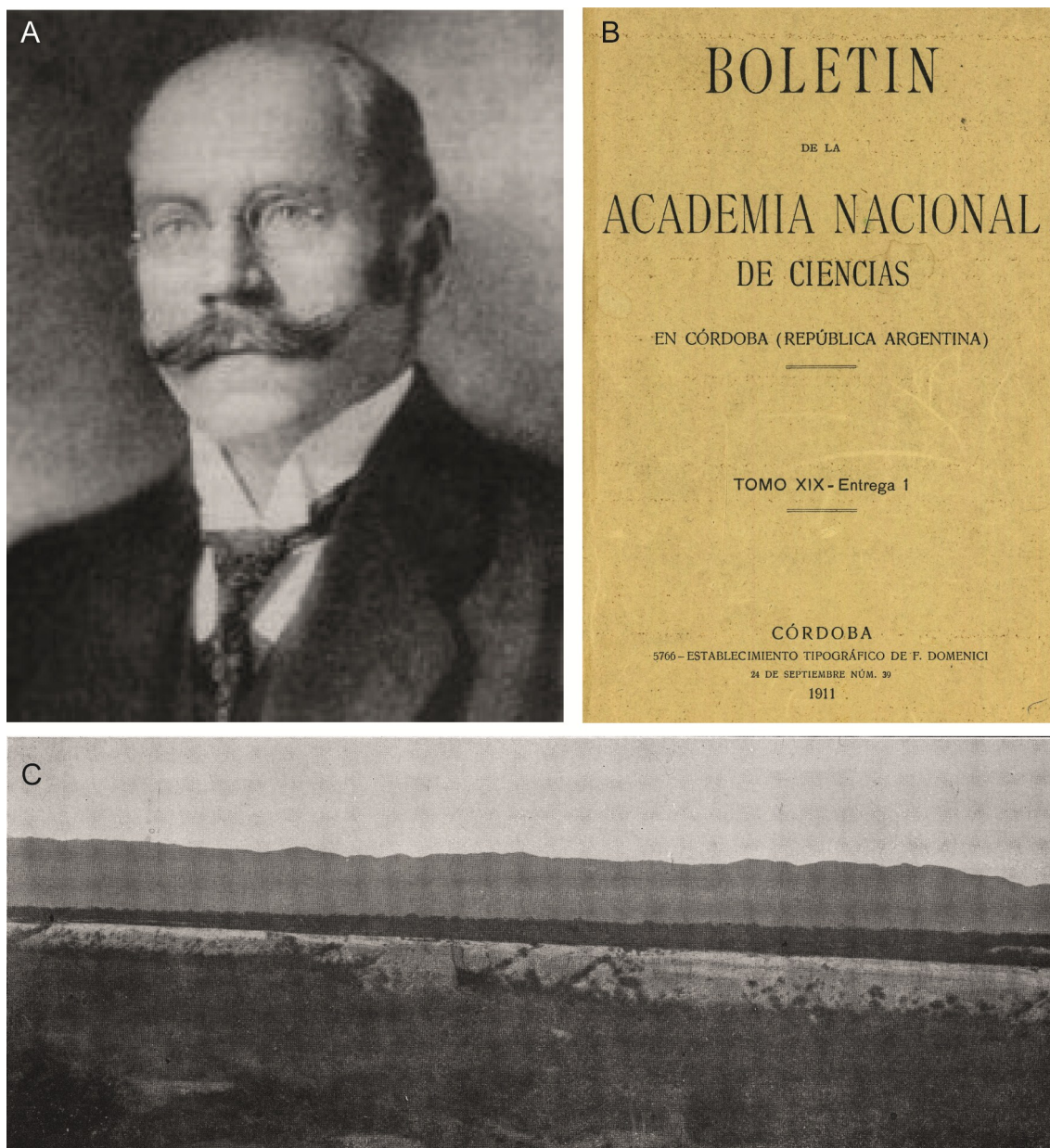


Fig. 1.1. Guillermo Bodenbender e imágenes de su trabajo titulado Constitución geológica de la parte meridional de La Rioja y regiones limítrofes, República Argentina. **A.** Retrato del autor. **B.** Portada del tomo que contiene su trabajo pionero sobre la geología riojana (Bodenbender, 1911). **C.** Imagen de la Formación Los Llanos en Tama incluida en el trabajo original de Bodenbender (1911).

caparazón de tortugas (indeterminadas) y diversos restos esqueléticos de dinosaurios saurísquios, tanto terópodos abelisauroideos (Fiorelli *et al.*, 2014) como saurópodos (posiblemente titanosaurios; Fiorelli *et al.* 2011).

Los trabajos de prospección y extracción de fósiles en las localidades de Sanagasta y Tama han continuado durante el transcurso de esta investigación y resultaron en una serie de descubrimientos de gran interés paleontológico. El estudio micropaleontológico de varias muestras de sedimento fino, de color grisáceo proveniente de un nivel de geometría lenticular de la localidad de Tama resultó en el hallazgo de una asociación de carofitas y ostrácodos de agua dulce (Carignano *et al.*, 2013). Además,

los afloramientos de Tama proporcionaron nuevos restos esqueléticos de dinosaurios saurópodos y un nuevo sitio de nidificación asignable al mismo clado. Ambos hallazgos serán descritos en detalle en los Capítulos IV y V.

PROBLEMÁTICA

Actualmente existen diversos estudios geológicos en diferentes localidades de la Formación Los Llanos en la provincia de La Rioja (e.g. Bodenbender 1911; Ezpeleta *et al.* 2006). Por el contrario, la carencia de estudios paleontológicos fuera de la localidad de Sanagasta, vuelve necesaria una extensa revisión y estudio sistemático de otras localidades fosilíferas ya exploradas, tales como Tama (Fiorelli *et al.*, 2011b) y Olta-Olpas, asociadas a la Sierra de Los Llanos. El sitio de nidificación de Sanagasta fue estudiado exhaustivamente en los últimos años (Tauber, 2007; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012, 2013), pero otras localidades con restos oológicos y esqueléticos de saurópodos tales como Tama (Fiorelli *et al.*, 2011b) aún esperan un análisis más detallado. El estudio de las asociaciones fósiles en esta localidad permitirá establecer una base sólida sobre la cual desarrollar futuros estudios paleo-faunísticos y geológicos a escala regional. Por ello resulta indispensable avanzar sobre diversos aspectos geo-paleontológicos tales como el estudio sistemático de los restos de saurópodos de la Formación Los Llanos, de los procesos tafonómicos involucrados y el posterior análisis paleoambiental. La envergadura de los descubrimientos paleontológicos requiere además el abordaje de otros aspectos tales como los procesos geológicos involucrados en la depositación de la Formación Los Llanos, así como su edad, la cual puede repercutir considerablemente sobre modelos geotectónicos de carácter regional en el contexto de las Sierras Pampeanas (Dávila *et al.*, 2007; Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2013).

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de esta tesis es contribuir a comprender con mayor profundidad la evolución de los saurópodos Cretácicos del sur de Sudamérica fuera de Patagonia, mediante el estudio profundo del registro de este grupo en la Formación Los Llanos. Para poder realizar un análisis detallado de problemáticas complejas como la adaptación de la biología reproductiva de estos gigantes del Cretácico a condiciones paleoambientales específicas se pone especial énfasis en el estudio de los hallazgos y su contexto sedimentario, de modo que la información incluya variables paleoambientales. Además, debido al recurrente cuestionamiento sobre la edad Cretácica de la Formación Los Llanos, es necesario evaluar la autoctonía de las asociaciones fosilíferas en cada caso y, eventualmente, analizar cómo la interpretación geocronológica de esta unidad influye en el conocimiento de la geología regional de Sierras Pampeanas Orientales.

CAPÍTULO II.

MATERIALES Y METODOLOGÍA GENERAL

MATERIALES

Todos los materiales que fueron estudiados en esta tesis están numerados de acuerdo con los requerimientos del Repositorio de Paleontología de Vertebrados del Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja (Anillaco, La Rioja, Argentina).

Material óseo

El material óseo corresponde a elementos esqueléticos de al menos cuatro individuos identificados como *Lithostrotia* no saltasaurinos (Dinosauria: Sauropoda), provenientes de los afloramientos de la Formación Los Llanos en la localidad de Tama (Dto. A. V. Peñaloza, La Rioja). Los mismos fueron rescatados en el año 2010 (Fiorelli *et al.*, 2011a) y, en el transcurso de esta tesis doctoral, es decir, entre 2012 y 2016. El material óseo compuesto por elementos del esqueleto axial (vértebras y costillas) y apendicular (e.g. fémur, pubis, ulna) se enumera a continuación.

Individuo 1

Esqueleto axial

9 vértebras caudales (CRILAR-Pv 518a-i)

Individuo 2

Esqueleto apendicular

Miembro anterior

1 Ulna (CRILAR-Pv 509a)

Cintura pélvica

1 Pubis (CRILAR-Pv 509b)

Miembro posterior

1 Fémur (CRILAR-Pv 509c)

Individuo 3

Cintura pélvica

1 Ilion (CRILAR-Pv 511)

Individuo 4

Esqueleto axial

1 vértebra caudal (CRILAR-Pv 510)

Material oológico

El material oológico objeto de estudio comprende los huevos y cáscaras de huevo colectados en la localidad de Sanagasta, originalmente estudiados el Dr. Lucas E. Fiorelli en el marco de su tesis doctoral y descriptos luego por Grellet-Tinner y Fiorelli (2010), Grellet-Tinner *et al.* (2012a), Fiorelli *et al.* (2012, 2013) y Hechenleitner *et al.* (2016a) y los nuevos restos de huevos y cáscaras de huevos de saurópodos titanosaurios recuperados en Tama en el lapso 2012-2015 (Hechenleitner *et al.*, 2016b). Dicho material se encuentra alojado en su totalidad en la Colección de Paleontología de Vertebrados del CRILAR.

Sanagasta

Se incluyen huevos completos y cáscaras de huevo con los siguientes números de repositorio:

CRILAR-Pv 400: restos provenientes del sub-sitio A.

CRILAR-Pv 401: restos provenientes del sub-sitio B.

CRILAR-Pv 402: restos provenientes del sub-sitio C.

CRILAR-Pv 403: restos provenientes del sub-sitio D.

CRILAR-Pv 404: restos provenientes del sub-sitio E.

CRILAR-Pv 405: restos provenientes del sub-sitio F.

CRILAR-Pv 406: restos provenientes del sub-sitio G.

CRILAR-Pv 407: restos provenientes del sub-sitio H.

CRILAR-Pv 408: restos provenientes del sub-sitio I.

CRILAR-Pv 409: restos provenientes del sub-sitio J.

Para facilitar su identificación, los materiales son mencionados utilizando el esquema clasificatorio aplicado por Grellet-Tinner y Fiorelli (2010), Grellet-Tinner *et al.* (2012a) y Fiorelli *et al.* (2012, 2013).

Tama

El material incluye huevos y cáscaras de huevo provenientes del subsitio Campo Romero de la localidad de Tama. Los mismos están catalogados con el número de repositorio CRILAR-Pv 530/1-5.

Géneros y especies incluidas en el texto

Géneros y especies válidas

Aeolosaurus colhuehuapensis Casal *et al.*, 2007; *Aeolosaurus maximus* Santucci y Arruda-Campos, 2011; *Aeolosaurus rionegrinus* Powell, 1987; *Alamosaurus sanjuanensis* Gilmore, 1922; *Alectura lathami* Gray 1831; *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte, 1991; *Argentinosaurus huinculensis* Bonaparte y Coria, 1993; *Baurutitan britoi* Kellner *et al.*, 2005; *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía, 2004; Candona, Baird; *Chasicotherium rothi* Pascual, 1954; *Crocodylus niloticus* Laurenti 1768; *Crocodylus porosus* Schneider 1801; *Chromolaena odorata* King y Rob, 1970; Cypris, O.F. Müller; *Epachthosaurus sciuttoi* Powell, 1990; Eucypris, Vávra; *Eulipoa wallacei* Gray, 1861; Gondwanatitan faustoi Kellner y de Azevedo, 1999; *Ilyocypris triebeli* Bertels, 1972; *Leipoa ocellata* Gould, 1840; *Llanosuchus tamaensis* Fiorelli *et al.*, 2016; *Macrocephalon maleo* Müller, 1846, *Malarguesaurus florenciae* González Riga *et al.*, 2009; *Megapodius freycinet* Gaimard, 1823; *Megapodius pritchardii* Gray, 1864; *Mendozasaurus neguyelap* González Riga, 2003; *Neuquensaurus australis* Lydekker, 1893; *Nidophis insularis* Venczel *et al.*, 2015; *Opisthocoelicaudia skarzynskii* Borsuk-Białynicka, 1977; *Panamericansaurus schroederi* Calvo y Porfiri, 2010; *Petrobrasaurus puestohernandezii* Filippi *et al.*, 2011; *Rapetosaurus krausei* Curry Rogers y For-

ster, 2001; *Rocasaurus muniozi* Salgado y Azpilicueta, 2000; *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980; *Sanajeh indicus* Wilson et al., 2010; *Trigonosaurus pricei* Campos et al., 2005; *Uberabatitan ribeiroi* Salgado y de Sousa Carvalho, 2008; *Varanus salvator* Laurenti, 1768 ; *Wolburgiopsis neocretacea* (Bertels).

Géneros y especies parataxonómicas

Megaloolithus dhoridungriensis Mohabey, 1998; *Megaloolithus kempurensis* Mohabey, 1998; *Megaloolithus patagonicus* Calvo et al., 1997; *Megaloolithus matleyi* Mohabey, 1998; *Megaloolithus megalodermus* Mohabey, 1998; *Megaloolithus phensaniensis* Mohabey, 1998; *Megaloolithus rahioliensis* Mohabey, 1998; *Sphaerovum erbeni* Mones, 1980.

Abreviaciones institucionales

CRILAR – Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja, Anillaco, La Rioja, Argentina.

UNLR – Museo de Ciencias Antropológicas y Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja Argentina.

LACM – Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, EEUU.

METODOLOGÍA GENERAL

Geología y tafonomía

Se utilizaron las cartas geológicas de La Rioja, Chamental, Chepes, Cruz del Eje y Recreo (escala 1:250.000) e imágenes obtenidas de Google Earth Pro como mapas de referencia. Además se utilizó equipo de campo específico para tareas de medición (lineal y angular) tales como cinta métrica, brújulas tipo Brunton y teodolito electrónico Leica. Para la construcción de mapas y columnas estratigráficas se utilizó software de edición gráfica (Adobe Photoshop y Adobe Illustrator).

Se obtuvieron muestras geológicas de las localidades de Sanagasta y Tama para realizar una descripción petrográfica. Las mismas se obtuvieron y estudiaron con una metodología específica que se detalla en el Capítulo III.

Preparación de restos fósiles

La preparación de los materiales fósiles se realizó por medio de técnicas paleontológicas convencionales. En el campo se consolidaron los fósiles y la matriz sedimentaria, protegiendo los bloques

con tela de arpillera y una mezcla de yeso para evitar daños durante el traslado de los restos hasta el laboratorio de paleovertebrados del CRILAR. Allí, el Téc. Sergio R. de la Vega utilizó herramientas odontológicas, micro-martillos neumáticos Paleo-Tools (www.paleotools.com), herramientas manuales e insumos de Tecno-Widia (www.tecno-widia.com.ar) y pegamentos y consolidantes líquidos y en gel (e.g. Butvar B15 y B72; Ciano, de Anaeróbicos SRL; Paleobond, www.paleobond.com). Los restos de pequeño tamaño (e.g. cáscaras de huevo aisladas) fueron colectadas y almacenadas en bolsas herméticas (tipo Ziploc) y rotuladas de acuerdo a los criterios del Repositorio de Paleontología de Vertebrados del CRILAR, a cargo del Dr. Lucas E. Fiorelli.

Secciones delgadas

Los Téc. Sergio R. de la Vega y Carlos A. Bustamante realizaron todos los cortes delgados estudiados en esta tesis, en el Laboratorio de Petrología del CRILAR, a cargo del Dr. Pablo H. Alasino. Las secciones delgadas varían entre 80 y 30 μm espesor, dependiendo de su estado de conservación y resistencia a la abrasión. Los cortes fueron observados con un microscopio petrográfico Leica DM 2500P, con luz transmitida (normal y polarizada) y aumentos de 4x, 10x y 40x. Cuando fue necesario también se recurrió a una lupa binocular Leica M 420. Las imágenes obtenidas para la documentación fotográfica se realizaron con una cámara réflex digital (ver Imagen).

Microscopía electrónica de barrido (MEB)

Los análisis basados en MEB y la preparación de muestras de cáscara de huevo siguieron la metodología de Grellet-Tinner (2006). Para la observación del material se utilizó un microscopio electrónico de barrido LEO® 1450VP en el Laboratorio de Microscopía Electrónica y Microanálisis de la Universidad Nacional de San Luis (San Luis, Argentina). Los detalles sobre la técnica utilizada se especifican en el Capítulo V.

Anatomía

Los elementos esqueléticos asignados a dinosaurios saurópodos se describen individualmente. Para facilitar la comprensión del texto se incorporan fotografías del material en diferentes vistas.

La descripción de los distintos elementos esqueléticos se realizó siguiendo el criterio de orientación espacial propuesto por De Iuliis y Pulerà (2007). Así se establecieron tres ejes:

Antero-posterior o cráneo-caudal.

Transversal.

Dorso-ventral.

La intersección de los mismos define tres planos, a saber:

Plano sagital: divide al cuerpo en mitades izquierda y derecha, especularmente simétricas.

Plano transversal: divide al cuerpo en una mitad craneal o anterior y una caudal o posterior).

Plano frontal: divide al cuerpo en una región dorsal y otra ventral).

Consecuentemente las imágenes que acompañan a las descripciones corresponden a seis diferentes vistas:

Anterior: vista de la mitad anterior del elemento; perpendicular al plano transversal.

Posterior: vista de la mitad posterior del elemento; perpendicular al plano transversal.

Lateral (izquierda o derecha): vista perpendicular al plano sagital.

Dorsal: vista de la mitad dorsal; perpendicular al plano frontal.

Ventral: vista de la mitad ventral; perpendicular al plano frontal.

Para la descripción de los miembros (esqueleto apendicular), se distinguieron estilopodio, zeugopodio y autopodio. A su vez, además de las vistas lateral, anterior y posterior, se definieron las vistas:

Medial: vista de la cara medial del elemento; perpendicular al plano sagital.

Proximal: vista de la región más próxima al eje anteroposterior del cuerpo; perpendicular a la sección transversal del elemento.

Distal: vista de la región más alejada del eje anteroposterior del cuerpo; perpendicular a la sección transversal del elemento.

Para la descripción de los huevos se definieron la siguiente serie de elementos, que utilizan la orientación de la capa portadora de los restos como unidad de referencia:

Eje polar: se define al eje polar como perpendicular a la capa.

Plano ecuatorial: definido perpendicularmente al eje polar y corresponde a la sección de mayor diámetro del huevo.

El plano ecuatorial divide al huevo en dos hemisferios que, por su orientación respecto a la capa portadora se definen como:

Hemisferio superior: superficie externa convexa hacia el techo de la capa.

Hemisferio inferior: superficie externa convexa hacia el piso de la capa.

Finalmente, la visualización y descripción de caracteres correspondientes a las cáscaras de huevo se presenta en dos vistas o secciones:

Sección tangencial: plano tangente a la superficie externa del huevo.

Sección radial: plano perpendicular a la superficie externa del huevo.

A lo largo del texto los distintos elementos (óseos y oológicos) son representados en una o más vistas dependiendo de la complejidad de las estructuras descritas.

Imagen

Para la fotografía del material visible a ojo desnudo se utilizó una cámara réflex digital (DSLR) Nikon D90 con lentes Nikkor 18-105 mm f/3.5-5.6 G ED AF-S VR DX, Nikkor 24-80 mm f/2.8-4 D AF y Nikkor 50 mm f/1.8 G AF-S. Por otra parte la fotografía del material observado con microscopio petrográfico fue realizada con la misma cámara (Nikon D90), la cual fue adaptada a través de una montura especialmente construida (ver Métodos, Capítulo V). Las imágenes digitalizadas fueron posteriormente editadas y adaptadas con software de edición gráfica (Adobe Photoshop y Adobe Illustrator).

Marco filogenético

El registro de los Titanosauria en Sudamérica es amplio y diverso, con más de 30 géneros reconocidos (García et al., 2015). Sin embargo en la actualidad existen pocos trabajos que aborden de manera integral la problemática de las relaciones filogenéticas dentro de este grupo y solo unos pocos, como los de González Riga *et al.* (2009), Gallina y Apesteguía (2011) y Salgado *et al.* (2014) presentan una muestra representativa de las especies sudamericanas. Estos estudios, junto a otros más generales y recientes que analizan las relaciones filogenéticas de los Sauropoda (Upchurch *et al.*, 2004; Carballido *et al.*, 2015; Martínez *et al.*, 2016) constituyen el marco filogenético sobre el cual se desarrolla esta tesis.

Consideraciones sobre la parataxonomía de restos oológicos

En cuanto al conocimiento previo en lo que respecta al registro oológico se destacan los huevos y cáscaras de huevos de dinosaurios hallados en exposiciones de la Formación Los Llanos, en el Parque Geológico Sanagasta y alrededores. Aunque este sitio fue clasificado cautelosamente como un sitio de nidificación de neosaurópodos (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a), varios autores reconocieron huevos con morfologías similares como titanosaurios (De Valais *et al.*, 2003; Simón, 2006). Las dificultades en relación a la precisa asignación taxonómica de restos oológicos parte de que la mayoría de trabajos que discuten aspectos de la biología reproductiva de los saurópodos en las últimas décadas (Cousin y Breton, 2000; Jackson *et al.*, 2008; Vila *et al.*, 2010b, 2010c)

se encuadran en un contexto no-filogenético (i.e. parataxonomía de huevos fósiles). Tal es el caso, por ejemplo, del registro fósil de huevos y cáscaras de huevos contenidos en la familia parataxonómica Megaloolithidae. Aunque la mayoría de las “especies” que la integran han sido asociadas a titanosaurios, también fueron referidas a otros taxa, e.g. Hadrosauria (Vianey-Liaud *et al.*, 1994; Mikhailov, 1997; Grigorescu, 2010; Grigorescu *et al.*, 2010), demostrando que el agrupamiento carece de sustento filogenético (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). El propio ejemplo de Sanagasta ha resultado lapidario para este tipo de clasificación ya que los huevos hallados en esta localidad presentan tal variabilidad en el espesor de sus cáscaras que podrían ser asignados a distintas oofamilias (Megaloolithidae o Faveoolithidae) dependiendo de qué sector de un mismo huevo se analice (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). En este contexto, Grellet-Tinner *et al.* (2012a) sugirieron referir los huevos de Sanagasta, originalmente identificados como *Sphaerovum erbeni* (Tauber, 2007), como neosaurópodos hasta tanto se establezca una caracterización más precisa (Grellet-Tinner *et al.*, 2006; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010).

En contraste, existen pocas instancias en las que huevos y cáscaras de huevo de titanosaurios fueron positivamente identificados, en base al descubrimiento de embriones *in ovo* (Chiappe *et al.*, 1998, 2001; Wilson *et al.*, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2012b) y/o realizando cautelosas y detalladas caracterizaciones que permitan identificar caracteres filogenéticos en huevos y cáscaras (Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2006, 2012a, 2012b, Hechenleitner *et al.*, 2015a, 2016a). De este modo, aunque el registro de cáscaras y huevos referidos a titanosaurios se extiende actualmente a Europa, Asia, Sudamérica y África (ver Apéndice 1), solo unos pocos sitios de nidificación tales como Auca Mahuevo (Argentina), Hațeg (Rumania) y Dholi Dungri (India) fueron positivamente asignados a este clado. La asignación precisa de los huevos y cáscaras hallados en estos sitios, a partir de la identificación de embriones de titanosaurios *in ovo*, y la posterior definición de caracteres oológicos de relevancia filogenética proporcionan un marco comparativo apropiado para la asignación taxonómica de restos como los hallados en la localidad de Sanagasta y, más recientemente, en la localidad de Tama.

CAPÍTULO III.

MARCO GEOLÓGICO

INTRODUCCIÓN

Las localidades fosilíferas de Sanagasta y Tama se encuentran en el ámbito de las Sierras Pampeanas Orientales (Stelzner, 1873; Caminos, 1979), concretamente la Sierra de Velasco y la Sierra de Los Llanos. Estas corresponden geológicamente a grandes bloques serranos de rumbo aproximado N-S compuestas mayormente por complejos ígneo-metamórficos de edad Paleozoica levantados durante la orogenia Ándica (Cretácico tardío-Neógeno), estrechamente relacionados al segmento pampeano de subducción plana (Jordan y Allmendinger, 1986; Ramos *et al.*, 2002; Dávila *et al.*, 2010; Bense *et al.*, 2013). Sobre este basamento se asientan secuencias sedimentarias del Paleozoico superior, Cretácico y Neógeno, las cuales se desarrollan en forma de afloramientos reducidos y saltuarios presentes generalmente en las vertientes bajas de las sierras y como importante relleno del subsuelo del bolsón intermontano de Los Llanos, expresión moderna de la denominada cuenca de La Rioja (Fisher *et al.*, 2002; Rossello *et al.*, 2005).

Las rocas más antiguas corresponden a metasedimentos del Cámbrico-Ordovícico que van desde filitas y esquistos cuarzosos hasta migmatitas y granitos migmáticos (Formación La Cébila en la sierra de Velasco y Formación Olta y Complejo Pacatalla en la sierra de Los Llanos). Estas unidades se encuen-

tran asociadas a granitoides calcoalcalinos del Ordovícico, los cuales son afectados por fajas de deformación dúctil con variables grados de deformación. Entre ellos se reconocen granitos no deformados, granitos foliados, gneises y milonitas (Complejo Antinaco en la Sierra de Velasco y Complejo Chepes en la Sierra de Los Llanos). La superposición entre las edades de metamorfismo, magmatismo y sedimentación de las unidades Cambro-Ordovícicas denota el carácter relativamente sincrónico de procesos geológicos mayores desarrollados en el margen de subducción de Gondwana durante la orogenia Famatiniana (Ramos, 1988; Verdecchia y Baldo, 2010; de Los Hoyos *et al.* 2011; Grosse *et al.*, 2011; Larrovere *et al.*, 2012). El basamento de la Sierra de Velasco incluye además afloramientos de granitos subalcalinos no deformados del Carbonífero (plutones Huaco, Sanagasta y La Chinchilla; Grosse *et al.* 2009; Macchioli *et al.* 2015). Estos representan un evento extensional resultante de procesos de acreción/*roll back* en el retroarco del margen sudoccidental de Gondwana (Dahlquist *et al.*, 2010; Alasino *et al.*, 2012).

Sobre el basamento ígneo-metamórfico se desarrollan secuencias silicoclásticas marino-transicionales a continentales del Carbonífero Superior-Pérmico Inferior (Grupo Paganzo; Bodenbender, 1911; Salfity y Gorustovich, 1984). En conjunto constituyen el relleno de la cuenca Paganzo y registran el evento glacial del Carbonífero y la posterior continentalización y aridización durante el Pérmico inferior en el antepaís del orógeno Gondwánico (Limarino y Spalletti, 2006).

Las unidades sedimentarias continentales del Cretácico (y Neógeno?) se desarrollan sobre las márgenes de las principales sierras de la región y consisten en areniscas, silcretes, pelitas, conglomerados, algunas tufitas y niveles de yeso (Formación Los Llanos; Bodenbender, 1911; Ezpeleta *et al.*, 2006; Tauber, 2007). Estas unidades representan un importante evento de sedimentación en áreas intermontanas de las Sierras Pampeanas Orientales aunque su edad y contexto tectono-sedimentario no han sido bien establecidos aun (Fisher *et al.*, 2002; Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2013; Hechenleitner *et al.*, 2014). En discordancia angular, a veces afectados por deformación neotectónica, se desarrollan depósitos cuaternarios que se caracterizan por importantes espesores de areniscas y conglomerados aluviales del Pleistoceno, los cuales rellenan el bolsón de Los Llanos y depósitos recientes y modernos de barreales, eólicos, aluviales y coluviales y salinos (Casa *et al.*, 2010).

La estructura de las Sierras de Velasco y de Los Llanos muestra un estilo típico de bloques volcados al poniente, limitados por fallas de rumbo aproximadamente meridiano, en las que la falla oriental está definida y muestra mayor rechazo que la occidental (Gonzalez Bonorino, 1950; Fisher *et al.*, 2002). En el interior de la sierra se desarrollan una serie de fallas y fracturas menores, de similar orientación, que han permitido el acomodamiento de los distintos bloques a la estructura principal. La expresión morfoestructural actual de las Sierras de Velasco y de Los Llanos es mayormente debida a la orogenia Andina (Cretácico Tardío-actualidad; Jordan y Allmendinger, 1986; Ramos *et al.*, 2002; Dávila *et al.*, 2010; Bense *et al.*, 2013).

El Mesozoico de la provincia de La Rioja

La provincia de La Rioja cuenta además con numerosos depósitos mesozoicos fuera del área de interés para el desarrollo de esta tesis. Sin duda los que han recibido mayor atención desde el punto de vista paleontológico son los depósitos continentales de rift triásicos de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, aflorantes en el Parque Nacional Talampaya (Romer, 1966; Romer y Jensen, 1966; Bonaparte, 1971, 1978; Rogers *et al.*, 2001; Arcucci *et al.*, 2004; Marsicano *et al.*, 2015). Estos son intensamente estudiados desde mediados de la década de 1970, siendo actualmente conocidos en todo el mundo por su extraordinaria fauna de vertebrados (Bonaparte, 1978).

A comienzos del siglo XXI el conocimiento del Mesozoico riojano se expandió geográfica y temporalmente a partir del descubrimiento de restos fósiles de edad Cretácica en las Formaciones Los Llanos y Ciénaga del Río Huaco. Esta última unidad, definida originalmente por Limarino *et al.* (2000), en el área de Ciénaga del Vallecito (provincia de San Juan), fue posteriormente identificada por Ciccioli *et al.* (2005) en la zona de Guandacol, en la Precordillera de La Rioja. Allí, la Formación Ciénaga del Río Huaco aflora en la vertiente oriental del Cerro La Flecha (Ciccioli *et al.*, 2005; Tedesco *et al.*, 2007) donde se recuperó una asociación de carofitas, ostrácodos continentales y palinomorfos, que en conjunto permitieron asignarla al Cretácico Superior (Ciccioli *et al.*, 2005). Además del contenido microfósilífero, Arcucci *et al.* (2005) reportaron restos fragmentarios de saurópodos titanosaurios para esta misma unidad, pero provenientes de la Quebrada de Santo Domingo, también en el área de Precordillera. Sin embargo, actualmente, tanto la procedencia de dicho material como la edad de los sedimentos portadores han sido cuestionados por Vizán *et al.* (2013). Dado que los restos reportados por Arcucci *et al.* (2005), que incluyen 2 vértebras caudales parcialmente preservadas, constituyen el primer registro de titanosaurios en la provincia de La Rioja los mismos serán reevaluados y comparados con los materiales que son el foco de esta investigación.

Como se vio anteriormente, los depósitos continentales del Cretácico no se restringen solo a la compleja topografía del Oeste riojano. La provincia cuenta además con numerosos afloramientos cretácicos de carácter saltuario que pertenecen a la Formación Los Llanos. La misma se extiende ampliamente por el Sur y Sureste de la provincia y proporcionó la mayoría de los restos de vertebrados cretácicos hallados hasta el momento (Fig. 3.1).

Formación Los Llanos

Gracias al trabajo de Bodenbender los “Estratos de Los Llanos de La Rioja” o simplemente “Estratos de Los Llanos” fueron conocidos desde principios del siglo XX. Esta delgada sucesión sedimentaria, ampliamente distribuida, aflora típicamente a lo largo de una vasta región, en el sur y sureste de La Rioja (Fig. 3.1). Aunque la actualmente denominada Formación Los Llanos (Bordas, 1941; Zuzek, 1978) aflora en parches localizados y distantes entre sí, su continuidad lateral está bien soportada

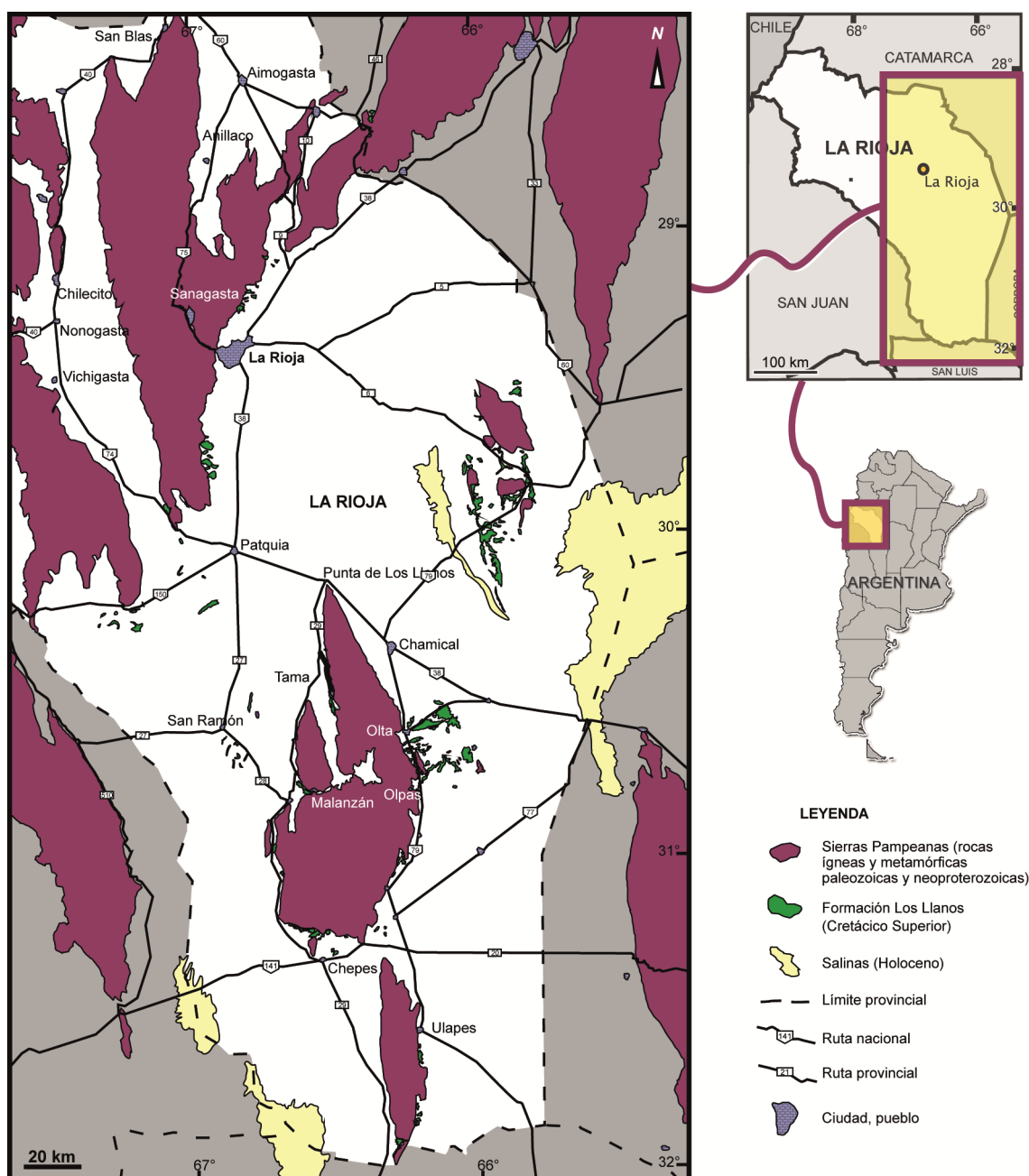


Fig. 3.1. Mapa de los afloramientos de la Formación Los Llanos en la provincia de La Rioja.

por los datos obtenidos a partir de perfiles del subsuelo en el área de la Cuenca de La Rioja (Fisher *et al.*, 2002). Las exposiciones más características de la Formación Los Llanos se extienden a lo largo de las vertientes oriental y occidental de la Sierra de Los Llanos (cerca de las localidades de Olta y Tama, respectivamente), pero también han sido identificadas en asociación a las Sierras de Chepes y Ulapes, hacia el Sur y Sureste, y a la Sierra de Velasco y Sierra Brava, hacia el Norte y Este respectivamente. Entre ellas, sólo las localidades de Sanagasta y Tama han proporcionado hasta el momento restos de dinosaurios saurópodos, por lo que sus exposiciones serán estudiadas en detalle.

Aunque de forma introductoria se ha referido a la Formación Los Llanos como una unidad cretá-

cica, cabe destacar que las interpretaciones sobre su edad han sido diversas y la discusión ha permanecido abierta hasta la actualidad (Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2014; Hechenleitner *et al.*, 2014b). Si bien Bodenbender le confirió originalmente a los “Estratos de Los Llanos” (=Formación Los Llanos; Bordas, 1941; Zuzek, 1978) una edad cretácica en base a correlaciones con otras unidades aflorantes en el área de Famatina, autores posteriores reasignaron la unidad al Neógeno, en base a correlaciones con depósitos sedimentarios de la provincia de San Luis, portadores de fósiles de mamíferos (Rusconi, 1936; Bordas, 1941; Pascual, 1954; Guiñazú, 1962; Zuzek, 1978). Dicha propuesta se mantuvo vigente hasta años recientes, en los que algunos autores (Ezpeleta *et al.*, 2006; Dávila *et al.*, 2007; Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2013) atribuyeron los afloramientos de esta formación, en la Sierra de Los Llanos, al Mioceno Medio-Mioceno Tardío.

En base a esta edad, Dávila y Lithgow-Bertelloni (2013) consideraron a los depósitos de la Formación Los Llanos en la localidad de Tama como evidencia de subsidencia dinámica durante el desarrollo del antepaís andino argentino, en el actual segmento de subducción plana o de bajo ángulo (27° - 34° L.S.). Más aún, consideraron a esta unidad como prueba de la transición de subsidencia a exhumación y levantamiento a lo largo del Mioceno, asociado a un cambio en el ángulo de subducción de la placa de Nazca, desde una inmersión normal a una de bajo ángulo (Dávila *et al.*, 2007; Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2013). Dado que los hallazgos paleontológicos realizados en el marco de esta tesis afectan directamente al modelo propuesto por Dávila y Lithgow-Bertelloni (2013), el tema de la edad de la Formación Los Llanos y su relación con el levantamiento de las Sierras Pampeanas será también discutido hacia el final de este capítulo.

Sanagasta, Sierra de Velasco

El sitio de nidificación del Parque Geológico Sanagasta se ha vuelto mundialmente conocido gracias al hallazgo de más de 90 acumulaciones de huevos que fueron identificadas en los afloramientos de la Formación Los Llanos, a pocos kilómetros de la localidad de Sanagasta, puntualmente en el afloramiento principal –donde se emplaza el Parque Los Dinosaurios (sub-sitios A-D y F-J, *sensu* Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010)– y en el sub-sitio E, *sensu* Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010 (o “Los Cajones” *sensu* Tauber, 2007).

En el afloramiento principal, el basamento está constituido por el Granito Sanagasta. El mismo abarca una extensión de unos 375 km², y está comprendido por rocas de composición monzo- a sienogranítica, que exhiben una textura porfírica dada por la presencia de megacrístales de feldespato potásico de color rosado de hasta 12 cm de longitud, en una matriz de tamaño medio a grueso de cuarzo, plagioclasa, feldespato potásico intersticial, biotita y ocasional muscovita (Grosse *et al.*, 2009). Como minerales accesorios se encuentran apatita, circón, monacita y opacos (ilmenita y magnetita). Su edad de cristalización es de 352,7 ± 1,4 Ma (U-Pb en monacita, Grosse *et al.*, 2009). Suprayaciendo al basamento, y en contacto discordante, la secuencia sedimentaria se inicia con los depósitos rojizos de

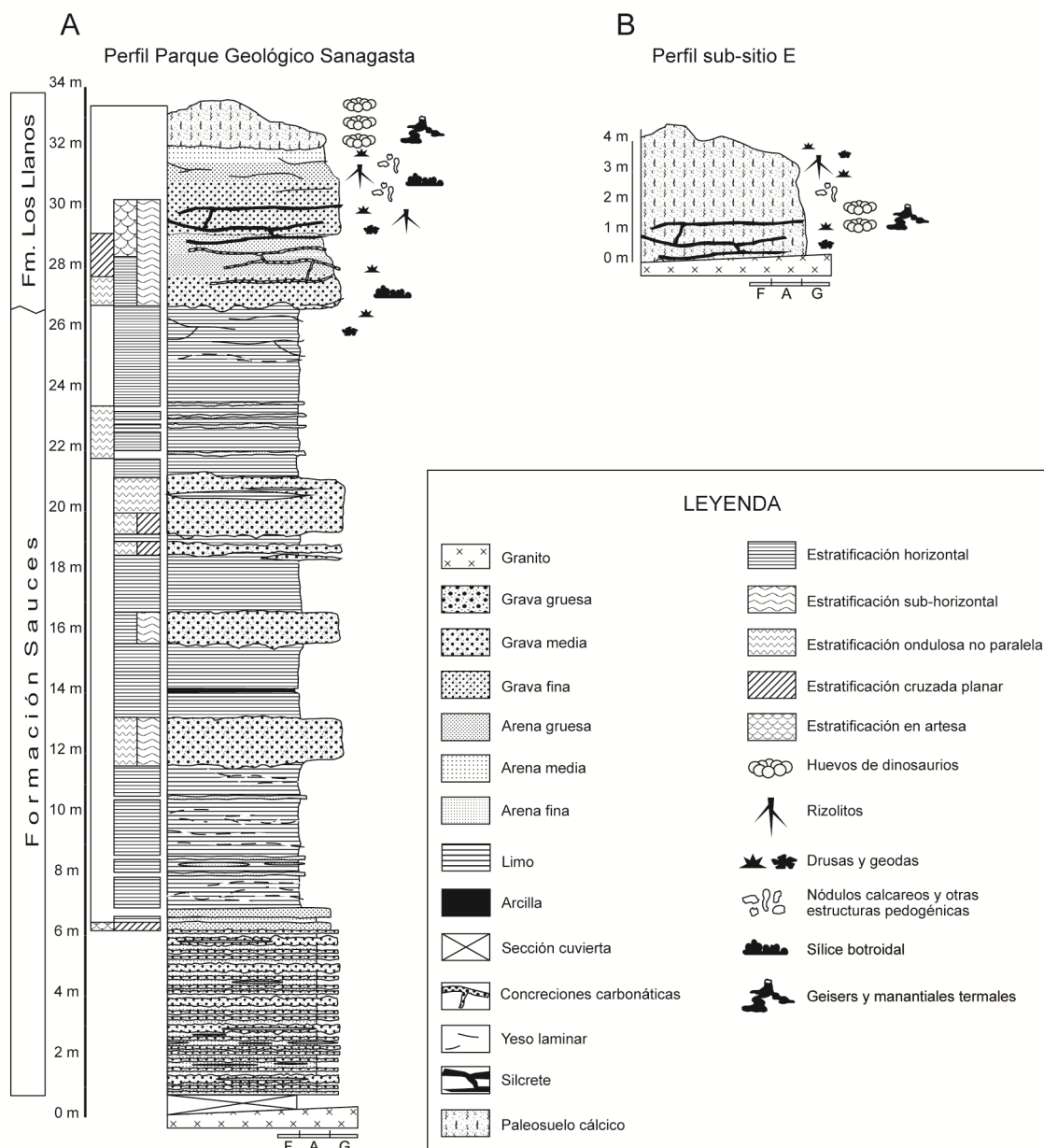


Fig. 3.2. Columna estratigráfica de los afloramientos de la Formación Los Llanos en el valle de Sanagasta. **A.** Parque Geológico Sanagasta (actualmente Parque Los Dinosaurios). **B.** Sub-sitio E (*sensu* Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010). Tomado de Fiorelli *et al* (2012).

la Formación Los Sauces (de edad Pérmica Temprana), que se componen mayormente de areniscas y pelitas (Fig. 3.2A). Por encima de esta unidad se apoya, también en forma discordante, la Formación Los Llanos. Mientras tanto, en el sub-sitio E esta última contacta directamente al basamento granítico.

Tanto en el área del Parque Geológico Sanagasta como en el sub-sitio E la Formación Los Llanos, que apenas supera los 4 m de espesor máximo (Fig. 3.2B), consiste en areniscas arcóscas de grano medio a grueso y de color blancuzco a grisáceo (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012). Particularmente al sur del Parque Geológico, en los niveles inferiores de esta unidad, las areniscas y conglomerados arenosos forman estratificaciones entrecruzadas en artesa, volviéndose masivas hacia

el tope. Hacia el termino superior se hallan emplazadas las acumulaciones de huevos de titanosaurios (Tauber, 2007; Fiorelli *et al.*, 2012). La mayor parte de la unidad muestra además una fuerte cementación por carbonatos, con presencia tanto de estructuras calcáreas como síliceas (e.g. drusas de calcita y cuarzo, bandeados de calcedonia; Tauber, 2007; Fiorelli *et al.*, 2012).

De acuerdo con Tauber (2007) las características litológicas de la Formación Los Llanos en el área del Parque Geológico Sanagasta y alrededores sugieren un material parental aluvial, con presencia de sistemas fluviales entrelazados en los niveles inferiores y planicies de inundación hacia el tope de la secuencia. A posteriori habría ocurrido la calcretización de los niveles portadores de huevos (Tauber, 2007). Aunque el origen de ciertas estructuras calcáreas y síliceas muy comunes en el área podría interpretarse como pedogenético (e.g. rizolitos y rizocreaciones), investigaciones más exhaustivas han revelado que en el origen de la mayoría de las estructuras intervino un proceso hidrotermal (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012). El mismo también habría sido el responsable de las alteraciones claramente observables en los niveles superiores de la Formación Los Sauces, en el afloramiento principal (Fiorelli *et al.*, 2012). En el término superior de esta unidad se observan venas, pequeñas tuberías y tubos verticales rellenos de material carbonático, generando alteraciones locales en forma de cuña, las cuales sugieren que el ascenso de fluidos hidrotermales ocurrió posteriormente a su litificación. En contraste, estructuras hidrotermales tales como canales de descarga, conductos y cavidades, por donde ascendían y vertían fluidos ricos en sílice y carbonatos, ocurren con frecuencia en el tercio inferior de la Formación Los Llanos (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012). Mientras tanto, diversas estructuras tales como grandes venas calcáreas, respiraderos, geiseres, piletas termales y drenajes de fango (Fiorelli *et al.*, 2012), que típicamente se desarrollan en la superficie del sustrato, son frecuentes en los tercios medio y superior de la unidad.

Tama, Sierra de Los Llanos

La localidad de Tama, donde se define el perfil tipo de la Formación Los Llanos (Bodenbender, 1911; Ezpeleta *et al.*, 2006), se encuentra en la vertiente occidental de la Sierra de Los Llanos, a menos de 250 km del Parque Geológico Sanagasta (Fig. 3.1). Los afloramientos ubicados apenas 3 km al sur de la ciudad homónima (cabecera del Departamento Á. V. Peñaloza, La Rioja) fueron descriptos por primera vez por Bodenbender (1911). El autor identificó a la actualmente denominada Formación Los Llanos como una unidad constituida por areniscas cuarcíticas y calcáreas de color blanco a gris claro.

En la región del Valle de Colozacán, entre los poblados de Tama y Colozacán (al norte y sur respectivamente), el basamento expuesto en la Sierra de Los Llanos se compone de metamorfitas de la Formación Olta (Ordovícico Inferior), que fueron intruidas por granitoides y diques de la Formación Chepes (Ordovícico Superior; Pankhurst *et al.*, 1998). A continuación, la secuencia sedimentaria se inicia con los depósitos del Grupo Paganzo (Fig. 3.3; Bodenbender, 1911; Ezpeleta *et al.*, 2006). Por encima y en contacto discordante, se apoya lo que algunos autores interpretan como la Formación Los

Llanos (Ezpeleta *et al.*, 2006; Dávila *et al.*, 2007). De acuerdo a estos autores la unidad se dividiría en dos miembros informales separados por una superficie erosiva (Fig. 3.3). El miembro inferior se caracteriza por la presencia de eolianitas con estratificaciones entrecruzadas y planares y algunos depósitos fluviales mientras que el superior se compondría mayormente de depósitos aluviales afectados reiteradamente por procesos pedogenéticos, que desarrollaron calcretes y silcretes. Estos paleosuelos fueron asociados con “tasas de sedimentación muy bajas en períodos de estabilidad del paisaje” (Ezpeleta *et al.*, 2006).

Objetivos específicos

Debido a que las edades proporcionadas por análisis U-Pb en circones depositacionales no proporcionan información concluyente (Dávila *et al.*, 2007), el registro paleontológico de la Formación Los Llanos, que motiva el desarrollo general de esta tesis, representa la única fuente de evidencia confiable para definir el contexto geocronológico y estratigráfico de la unidad.

Teniendo en cuenta que la comprensión detallada del contexto estratigráfico en el que se hallan los fósiles es clave a la hora de realizar interpretaciones paleobiológicas y paleoambientales (Hechenleitner *et al.*, 2015a) se plantearon los siguientes objetivos específicos:

Objetivo 1: Determinar la edad relativa de la Formación Los Llanos a través del análisis sedimentológico y el contenido paleontológico de dicha unidad.

Hipótesis de trabajo 1: La Formación Los Llanos es Cretácica, probablemente Campaniana y no Mioceña como fuera propuesto anteriormente por varios autores.

Objetivo 2: Poner a prueba el modelo geotectónico propuesto para explicar el levantamiento de las Sierras Pampeanas en el actual segmento de subducción plana o de bajo ángulo (27° - 34° L.S.).

Hipótesis de trabajo 2: El modelo geotectónico que evoca fenómenos de subsidencia dinámica en el sector del retroarco andino para explicar la depositación de la Formación Los Llanos es inconsistente con la edad Cretácica de la Formación Los Llanos y por lo tanto debe ser revisado.

Objetivo 3: Caracterizar las condiciones paleoambientales en las que los titanosaurios nidificaron, en Tama y Sanagasta.

Hipótesis de trabajo 3: El contexto paleoambiental de los sitios de nidificación de Sanagasta y Tama es distinto, correspondiendo respectivamente a un ambiente hidrotermal y a una planicie con paleosuelos pobremente desarrollados.

MÉTODOS

En la localidad de Tama fue posible medir los primeros 70 m de la sucesión sedimentaria de la Forma-

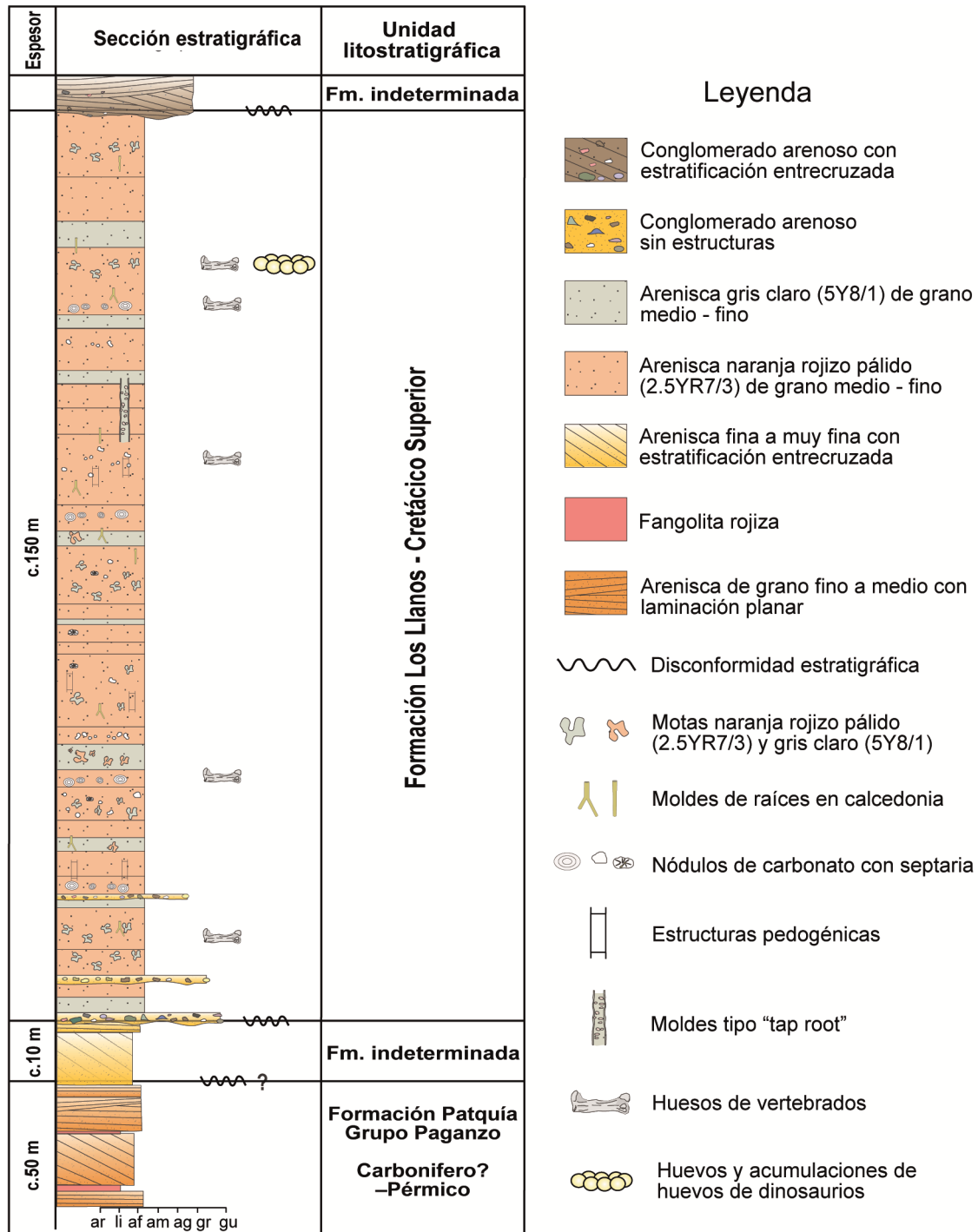


Fig. 3.3. Columna estratigráfica de los afloramientos en el área del valle de Colozacán. Nótese que esta interpretación estratigráfica difiere de la sugerida por Ezpeleta *et al.* (2006) respecto a la constitución de la Formación Los Llanos, que aquí se corresponde con lo que estos autores interpretan como "miembro superior". Tomado de Hennenleitner *et al.* (2016b).

ción Los Llanos, mientras que el resto se halla cubierto. La estimación del espesor total de la unidad en esta zona se basa en cálculos geométricos sobre mapas geológicos de la región (Limarino *et al.*, 2008). Para obtener el perfil completo se levantaron ocho secciones estratigráficas, identificando perfiles de paleosuelo. Estos datos fueron corroborados luego con los estudios en el laboratorio. La identificación de paleosuelos se realizó en base a la presencia de rizolitos, la concentración de nódulos calcáreos, la



Fig. 3.4. Afloramientos de la Formación Los Llanos en el valle de Colozacán, Tama. Los depósitos afloran en forma de parches aislados entre la vegetación típica del monte riojano, en este caso, al oeste de la Sierra de Los Llanos.

presencia de motas y estructuras pedogénicas y el color del sedimento. Las muestras para análisis petrológicos fueron obtenidas luego de extraer al menos 10 cm de la cubierta de sedimento expuesto a la meteorización moderna. Las características petrográficas del pedotipo Tama se definieron a partir de 12 láminas delgadas realizadas en el Laboratorio de Petrología del CRILAR. Los pedotipos se definieron en función de los criterios propuestos por Retallack (1994), mientras que la clasificación de los paleosuelos corresponde al método propuesto por el Soil Survey Staff (1999) y Mack *et al* (1993).

RESULTADOS

Paleosuelos acumulativos en la localidad de Tama

A diferencia de lo observado a lo largo del Valle de Sanagasta, las exposiciones de la Formación Los Llanos en la localidad tipo (Tama) superan los 70 m de espesor y, en base a mapas geológicos (Limarino *et al.*, 2008), se ha estimado un espesor superior a los 150 m. En esta localidad, la Formación Los Llanos inclina 3° hacia el Oeste-Noroeste (Ezpeleta *et al.*, 2006; Hechenleitner *et al.*, 2016b). A lo largo del Valle de Colozacán, las exposiciones de esta unidad afloran de manera saltuaria en ambos márgenes del Río Pacatalla (Fig. 3.4). Los más de 3 km de afloramientos muestran cómo la superficie erosiva que define el límite inferior de la Formación Los Llanos se superpone a tres diferentes unidades estratigráficas: 1) leucogranitos en parte regolitizados de edad Ordovícica, 2) las areniscas arcósicas de

grano fino de la Formación Patquía (Pérmico) y 3) areniscas bien seleccionadas de grano fino a muy fino con mega-estratificaciones cruzadas. Respecto a esta última, las discrepancias con interpretaciones previas (Ezpeleta *et al.*, 2006) serán discutidas más adelante. De acuerdo al criterio utilizado en esta tesis, el perfil tipo de la Formación Los Llanos queda entonces exclusivamente representado por una sucesión de perfiles de paleosuelos (Fig. 3.3).

En la localidad de Tama se distinguieron y denominaron (con nombres locales) dos pedotipos: Tama y Colozacán. La descripción, análisis e interpretación estarán principalmente enfocados en el primero de ellos (i.e. Tama), ya que abarca c.70% de la sucesión y contiene la mayoría de los restos fósiles.

Pedotipo Tama

Este pedotipo posee mayormente un color naranja rojizo pálido (2.5YR7/3 o 7/4), con algunos escasos horizontes de color gris claro (5Y8/1 o 10Y8/1), y está compuesto por litoarenitas feldespáticas de grano medio a fino, moderadamente seleccionadas y con escasos gránulos y pequeños guijarros.

A lo largo de la sucesión, el pedotipo Tama manifiesta pobres indicios que permitan distinguir cada perfil de paleosuelo. Entre ellos, la escasez de capas con estructuras sedimentarias o superficies erosivas dificulta la diferenciación de horizontes A y C aunque, por el contrario, es posible reconocer horizontes B, con buena concentración de carbonatos. Así, la sucesión queda mayormente definida por horizontes A/C alternados con horizontes Bk (Fig. 3.5A-B), con una diferenciación entre clara y gradual (Hodgson, 1978). En el caso de los horizontes A/C, como su nombre lo indica, es posible reconocer al mismo tiempo características de horizontes A, tales como la abundancia de trazas de raíces y la ausencia de productos de iluviación y lixiviación, y características propias de horizontes C, como abundantes minerales meteorizables, gran espesor y abundancia de estructuras pedogenéticas. Sólo en unos pocos casos, la gran concentración de trazas de raíces permitió reconocer horizontes A. Estas estructuras se presentan en diversos tamaños y morfologías. Las más pequeñas y abundantes tienen forma de cilindros contorneados por carbonato de calcio de color blanco y poseen un diámetro de entre 0,5 y 1 mm en sección transversal. También son frecuentes las trazas de raíces de tamaño intermedio. Algunas de ellas están rellenas total o parcialmente de calcedonia. Estas se componen de un tubo cilíndrico sub-vertical que puede alcanzar más de 20 cm de longitud y 3-15 mm en sección transversal, que suele presentar ramificaciones laterales que se dirigen hacia abajo. Otras, también muy frecuentes, son las trazas compuestas por un relleno de granos de arena que flotan en una matriz de calcita micrítica y que varían entre 10 y 50 cm de longitud y 7 a 25 mm de diámetro (Fig. 3.5A). Finalmente las trazas de raíces de mayor porte forman columnas verticales de sección circular a subcircular, que superan los 4 m de longitud y varían entre 32 y 65 cm de diámetro (Fig. 3.5A). Estas estructuras presentan un anillo de arenisca cementada (que puede alcanzar los 4 cm de espesor) y un relleno interno constituido mayoritariamente por material proveniente de horizontes suprayacentes.

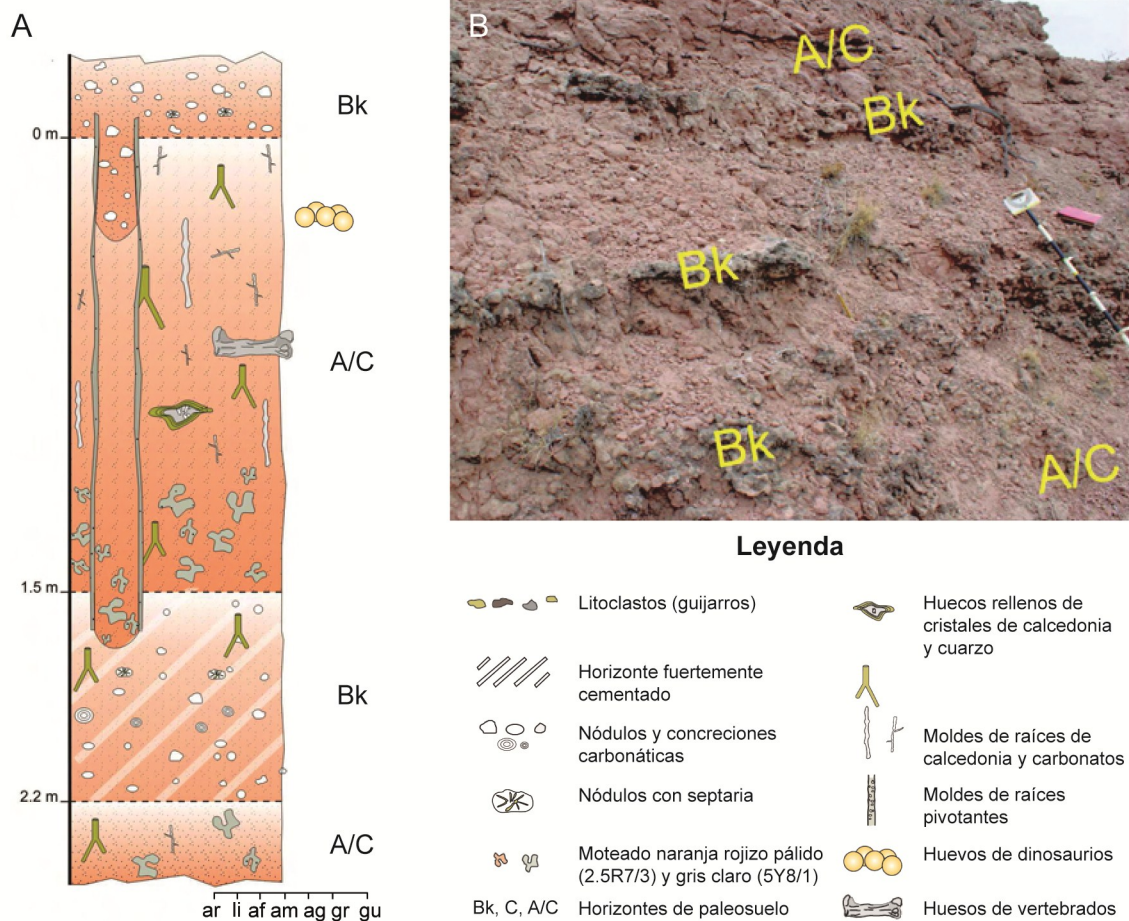


Fig. 3.5. Pedotipo Tama. **A.** Sección estratigráfica mostrando las principales características que permiten distinguir los horizontes de paleosuelo. **B.** Perfiles de paleosuelos expuestos en los afloramientos de la Formación Los Llanos en el valle de Colozacán, Tama.

Los horizontes Bk tienen entre 8 cm y 83 cm de espesor y su contacto con los horizontes A/C es suave y localmente ondulado. La continuidad lateral de estos horizontes puede observarse por más de 300 m y se reconocen por la acumulación de carbonato de calcio, manifiesta por cementación por calcita micrítica y/o por la abundancia de estructuras globulares de carbonato de calcio (nódulos calcáreos y concreciones, aislados o coalescentes). Algunos nódulos exhiben fracturas radiales con relleno de calcedonia, que constituyen estructuras tipo septaria. Las concreciones son menos frecuentes que los nódulos, pero en algunos casos pueden alcanzar una abundancia del 40%.

Además de representar el 70% de la sucesión, este pedotipo contiene la gran mayoría de restos fósiles hallados, entre ellos el nuevo sitio de nidificación de saurópodos titanosaurios (Fig. 3.3), hallado en el sub-sitio de Campo de Romero, en la localidad de Tama (Hechenleitner *et al.*, 2016b); el cual es descrito en detalle en el Capítulo V. Los niveles portadores de huevos están compuestos principalmente por material arenoso de grano fino a grueso (Fig. 3.6A-B). En la zona de nidificación y menos de un metro por encima del perfil de paleosuelo que contiene los huevos, se observa un depósito de areniscas conglomerádicas (Fig. 3.6B) cuyo espesor total es difícil de estimar debido a que sólo son evidentes en el tope de pequeñas lomadas fuertemente afectadas por la erosión actual. Los sedimentos don-

de ocurrió la nidificación están pobremente seleccionados y muestran ubicuas trazas de raíces rellenas de calcedonia y carbonato de calcio (Fig. 3.6.C-D; Kraus y Hasiotis, 2006), como las descritas anteriormente (Hechenleitner *et al.*, 2016b). También son abundantes otras estructuras formadas por pequeños espacios mayormente amorfos, pero que en ciertos casos tienen aspecto tubular (Fig. 3.6.E-F). Estos espacios siempre se observan tapizados por cristales de calcedonia, de espesor variable (Hechenleitner *et al.*, 2016b). La calcedonia puede rellenar totalmente las oquedades o simplemente formar un recubrimiento del hueco, el cual nunca se observa relleno por el sedimento circundante.

Pedotipo Colozacán

Este pedotipo se halla sólo en la porción más inferior de la Formación Los Llanos en el valle de Colozacán, Tama. Compone poco más del 20% de su espesor y está caracterizado por perfiles de paleosuelo de poco espesor (1-2 m) con horizontes A/Bw, Bk y Ck indiferenciados. El material parental está conformado por areniscas conglomerádicas y areniscas medias a finas, por lo que es un poco más grueso que el del pedotipo Tama aunque es similar desde el punto de vista petrográfico.

Los horizontes A/Bw varían entre 0,25 m y 1,8 m de espesor y presentan rizotúbulos y trazas de raíces rellenas de calcedonia. El contenido de carbonatos en estos horizontes es bajo, lo cual los diferencia de los horizontes Bk. Los horizontes Bk son un poco más delgados (0,15 – 1,2 m). La gran concentración de carbonatos en estos horizontes queda evidenciada por nódulos coalescentes o por masas micríticas de carbonato de calcio sin estructura. Los rizotúbulos calcáreos son relativamente frecuentes y se componen de tubos verticales cilíndricos de hasta 70 cm de longitud y 5 cm de diámetro.

La gran concentración de carbonato de calcio en este pedotipo sugiere identificarlo como un calcrete. De acuerdo a los criterios propuestos por Pimentel *et al.* (1996), para distinguir la cementación carbonática freática de la pedogénica, es posible interpretar que en el pedotipo Colozacán es pedogénica. El pedotipo Colozacán 1) presenta horizontes de paleosuelo ordenados, 2) se caracteriza por presentar un límite superior claro y marcado mientras que su límite inferior es claro a gradual, como ocurre típicamente en los horizontes Bk, 3) está asociado a condiciones de buena oxigenación y drenaje, puestas de manifiesto en el color naranja rojizo pálido (2.5YR7/3) de los horizontes Bk y 4) tiene menos de 2 m de espesor, mientras que los calcretes freáticos (*=groundwater calcretes*) típicamente superan los 10 m de espesor. Además presenta otras características comunes (aunque no exclusivas) como trazas de raíces. Considerando que no hay razones para suponer que las condiciones paleoambientales cambiaron durante la depositación de la Formación Los Llanos, características del pedotipo Colozacán sugieren un paleosuelo más desarrollado que el pedotipo Tama, permitiendo clasificarlo como Calcisol (Mack *et al.*, 1993) o Aridisol (Soil Survey Staff, 1999).

DISCUSIÓN

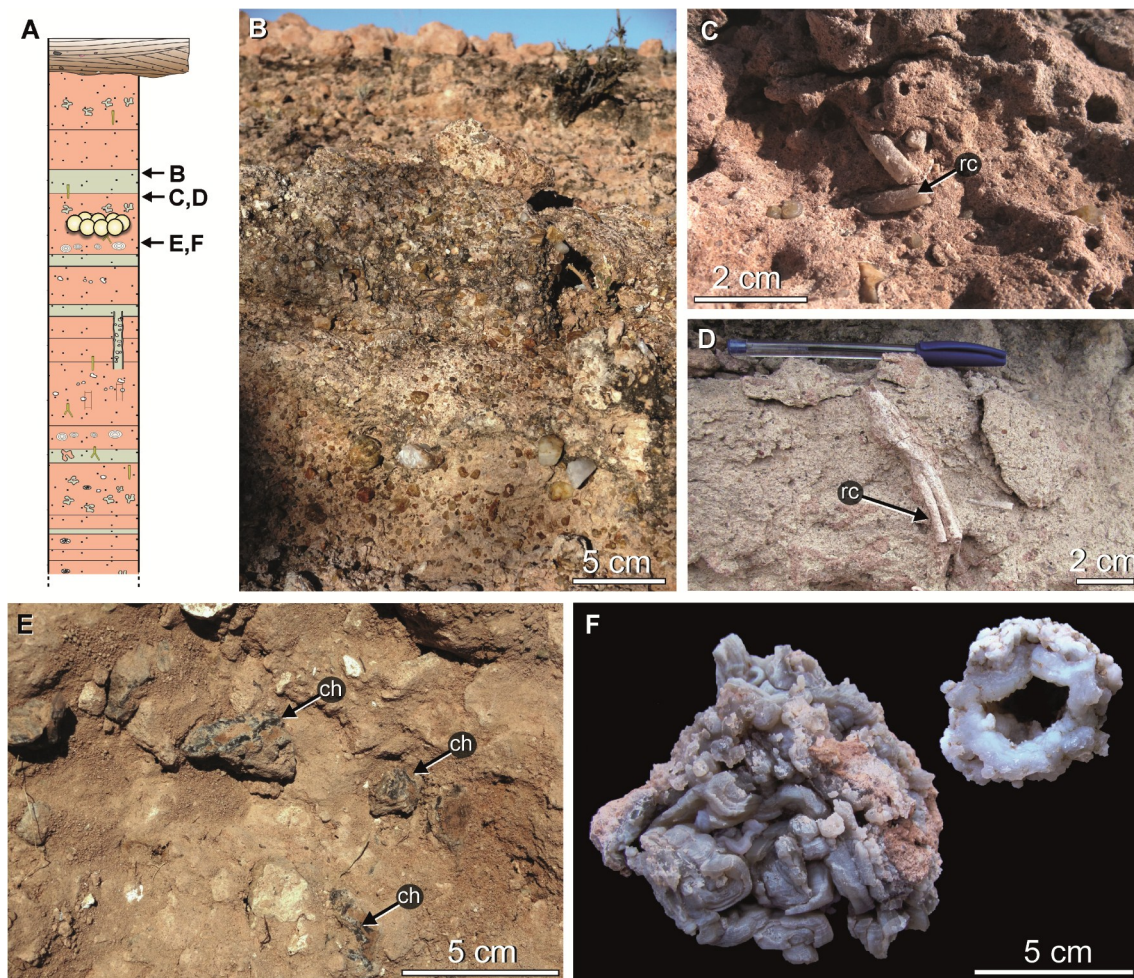


Fig. 3.6. Detalle del contexto estratigráfico en el sitio de nidificación de saurópodos titanosaurios de Tama. **A.** Sección superior de la columna estratigráfica. **B.** Nivel conglomerádico que cubre el área del sitio de nidificación, menos de 1 m por encima de los huevos de titanosaurios. **C-D.** Trazas de raíces de pequeño tamaño. **E-F.** Espacios vacíos rellenos por calcedonia y carbonato de calcio encontrados a nivel y pocos centímetros por debajo del nivel en el que yacen los huevos del espécimen CRILAR-Pv 530/1. Tomado de Hechenleitner *et al.* (2016b).

Estratigrafía y paleoambientes de la Formación Los Llanos

Los afloramientos de la Formación Los Llanos que han sido más exhaustivamente estudiados desde el punto de vista paleontológico, sedimentológico y paleoambiental son los del Parque Geológico Sanagasta y sus alrededores (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012, 2013; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a; Hechenleitner *et al.*, 2015a, 2016a). En esta localidad, la Formación Los Llanos tiene un espesor reducido y en su base las características sedimentológicas sugieren un material parental de origen aluvial (Tauber, 2007). La presencia de canales de descarga, conductos y cavidades por donde ascendían y vertían fluidos ricos en sílice y carbonatos sugieren que el evento hidrotermal ocurrido en Sanagasta fue posterior a la depositación de este nivel inferior. En contraste, grandes venas calcáreas, respiraderos, geiseres, piletas termales y drenajes de fango en los tercios medio y superior de la unidad (Fiorelli *et al.*, 2012) indican que el proceso hidrotermal fue concomitante con la depositación de una porción considerable de la Formación Los Llanos en esta localidad.

En asociación con las estructuras hidrotermales se hallaron más de 90 acumulaciones de huevos de dinosaurios saurópodos (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012, 2013). Su ocurrencia sincrónica en el registro sedimentario, sugiere que la oviposición ocurrió simultáneamente con el proceso geotermal; hipótesis que ha encontrado gran soporte desde el punto de vista tafonómico (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2013) y paleobiológico (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a; Hechenleitner *et al.*, 2015a, 2016a; ver Capítulos V y VI). En contraste, es difícil determinar si la pedogénesis, manifiesta hacia el tope de la Formación Los Llanos en el Parque Geológico Sanagasta y que también es evidente en los afloramientos ubicados al sur de esta localidad (i.e. Los Barquitos, *sensu* Tauber 2007), ocurrió sincrónica o posteriormente al proceso hidrotermal. Independientemente, los perfiles de paleosuelos en Sanagasta, muy pobremente desarrollados, permitirían inferir condiciones paleoclimáticas semiáridas.

En contraste con lo observado en Sanagasta, las sedimentitas de la Formación Los Llanos en la localidad de Tama parecen haberse depositado en un contexto paleoambiental distinto. Como se mencionó anteriormente, dicha unidad fue subdividida en dos miembros informales (Ezpeleta *et al.*, 2006), de los cuales el inferior podría no corresponder a la Formación Los Llanos. Dicha interpretación se basa en: 1) la Formación Los Llanos presenta una litología diferente, i.e. areniscas de grano fino a medio, moderadamente seleccionadas, caracterizadas por la ausencia casi total de estructuras sedimentarias; 2) La Formación Los Llanos se apoya sobre una paleosuperficie topográfica erosiva desarrollada sobre tres unidades subyacentes: el basamento Ordovícico, la Formación Patquía de edad Pérmica y el “miembro inferior” *sensu* Ezpeleta *et al.* (2006), lo cual implica una sucesión de eventos geológicos ocurridos luego de la depositación de las areniscas con mega estratificaciones entrecruzadas interpretadas como eolianitas; 3) la unidad con estratificaciones entrecruzadas de gran escala del “miembro inferior” (*sensu* Ezpeleta *et al.* 2006) además no ha brindado hasta el momento restos fósiles, los cuales son muy comunes en la suprayacente Formación Los Llanos. Presumiblemente, estas areniscas con mega estratificaciones entrecruzadas puedan estar más relacionadas con la Formación Patquía, con la cual parecen tener una transición vertical gradual.

Aclaradas las diferencias en cuanto a la interpretación de la sucesión estratigráfica, la Formación Los Llanos en el valle de Colozacán, Tama y alrededores queda entonces definida como una serie de niveles de areniscas que representan una sucesión de perfiles de paleosuelos y niveles de conglomerados arenosos. La presencia de estos últimos sugiere la ocurrencia de flujos subacuáticos no canalizados (Ezpeleta *et al.*, 2006; Basilici *et al.*, 2014), mientras que la ausencia de fracción clástica por debajo de limo de grano grueso, sumado a la gran cantidad de granos de arena redondeados y pulidos y a la ocurrencia de escasos guijarros identificados como ventifactos, sugieren que el material parental de los paleosuelos fue mayormente transportado por el viento.

La sucesión de paleosuelos presenta además una serie de características tales como un color predominantemente naranja rojizo pálido, infrecuentes horizontes Bk (calcretes), y raros pseudomorfos de sílice y yeso que en conjunto sugieren un entorno oxidante en un paleoambiente semiárido. En

particular, las silicificaciones en forma de chert y calcedonia, en varios de los perfiles de paleosuelos de Tama (Ezpeleta *et al.*, 2006; Basilici *et al.*, 2014) y aquí identificados reemplazando parte de la estructura ósea de restos de dinosaurios y en los niveles portadores de huevos, son conocidas por precipitar tanto en condiciones alcalinas bajo regímenes paleoclimáticos fuertemente estacionales como en ambientes geotermales (Ezpeleta *et al.*, 2006). Mientras tanto, la presencia de horizontes de color grisáceo, la abundancia de rizolitos y estructuras aplanadas, separadas por láminas con fábrica esparítica, son indicativos de la actividad de raíces y sugieren que el agua era retenida localmente en los otrora suelos de la localidad de Tama. Por lo tanto, los paleosuelos de esta localidad sugieren en general condiciones paleoambientales semiáridas, con suficientes precipitaciones para permitir el desarrollo de una cubierta vegetal.

Edad e implicancias sobre los esquemas geotectónicos vigentes

Las distintas localidades en las que aflora la Formación Los Llanos representan un desafío desde el punto de vista de la correlación estratigráfica. Si bien la continuidad lateral de esta unidad está bien soportada por estudios de subsuelo (Fisher *et al.*, 2002), los afloramientos son muy localizados y, como se vio anteriormente, presentan algunas diferencias desde el punto de vista sedimentológico y paleoambiental. La complejidad de las interpretaciones tanto de la edad como los posibles eventos geológicos que la Formación Los Llanos evidenciaría han sido motivo de recientes discusiones (Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2014; Hechenleitner *et al.*, 2014b).

En su contribución sobre la evolución dinámica de la topografía de Sudamérica durante el Cenozoico, Dávila y Lithgow-Bertelloni (2013) analizaron su relación con fenómenos de subducción de bajo ángulo en distintos puntos del continente. Sobre la base de modelos regionales anteriores y nuevos resultados, los autores propusieron que los Andes han permanecido descompensados isostáticamente a lo largo de todo el Cenozoico y que se requiere de fuerzas adicionales inducidas por flujos del manto (i.e., topografía dinámica) para explicar las topografías observadas. Aunque esta hipótesis parece plausible, es necesario destacar algunas inconsistencias geológicas observadas en uno de los modelos regionales provistos: "*the Bermejo-Pampas foreland of Argentina*" (el retroarco Bermejo-Pampas de Argentina) en el actual segmento de subducción plana (27°-34° L.S.). Según Dávila y Lithgow-Bertelloni (2013), la subsidencia dinámica proporcionó un espacio de acomodación para la sedimentación en el antepaís fragmentado de las Sierras Pampeanas, durante el desarrollo del antepaís andino, desde el Mioceno Temprano al Mioceno Medio (ver figs. 8 y 9 en Dávila y Lithgow-Bertelloni 2013, y también Dávila *et al.* 2007). Como tal, los c.100 m de depósitos sub-horizontales de la Formación Los Llanos (Ezpeleta *et al.*, 2006) expuestos en la zona de abultamiento periférico, en la localidad clave de Tama (Fig. 3.1), sería una evidencia de campo no sólo de subsidencia dinámica, sino también del paso de subsidencia a exhumación y levantamiento a lo largo del Mioceno, asociado con el cambio de inmersión normal (alto ángulo) a la subducción de bajo ángulo de la placa de Nazca (Dávila y Lithgow-

Bertelloni, 2013).

Aunque este modelo propuesto por los autores es potencialmente válido, se apoya fundamentalmente sobre la edad relativa de los depósitos de la Formación Los Llanos. Los análisis geocronológicos basados en edades U-Pb en circones depositacionales no registraron granos detríticos del Mesozoico tardío y Cenozoico (Dávila *et al.*, 2007). Dado que la edad mínima que arrojan estos análisis (Triásico Medio) no permite restringir la edad de los depósitos, la hipótesis de una edad Miocena para la Formación Los Llanos se basó en correlaciones poco fiables con rocas portadoras de fósiles del “Chasicoense” en la provincia de San Luis (Rusconi, 1936; Bordas, 1941; Pascual, 1954; Guiñazú, 1962; Zuzek, 1978; Ezpeleta *et al.*, 2006; Dávila *et al.*, 2007). Más recientemente, algunos autores cuestionaron la hipótesis de una edad Cretácica para la Formación Los Llanos bajo el supuesto de que la ocurrencia de cáscaras de huevo de dinosaurios saurópodos en los afloramientos del valle de Sanagasta (Hünicken *et al.*, 2001; Tauber, 2007) podrían ser retrabajados y depositados en unidades más jóvenes. Tal interpretación se mantuvo hasta ahora (Ezpeleta *et al.*, 2006; Dávila *et al.*, 2007; Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2013, 2014, 2015) y la discusión sigue vigente.

El cuestionamiento de la evidencia paleontológica es de carácter tafonómico, ya que tiene que ver con la posibilidad de retransporte local de los restos fósiles cretácicos. Típicamente, los huevos del sitio de nidificación de Sanagasta son hallados completos y en acumulaciones compactas de más de una veintena de individuos dispuestos en dos capas superpuestas (Fiorelli *et al.*, 2012). Este arreglo es similar al observado en numerosos sitios de nidificación de todo el mundo e implican la preservación *in situ* de los restos (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2013). Más aún, esta condición fue también observada en el nuevo sitio de nidificación de saurópodos titanosaurios de Tama (descrito en detalle en el Capítulo V). A pesar de que el registro de dinosaurios saurópodos es extenso y se halla ampliamente documentado en diversas regiones del planeta, su presencia en unidades del Cenozoico nunca ha podido ser justificada (Hechenleitner *et al.*, 2015a). Por lo tanto una edad Miocena es incompatible con la presencia de restos oológicos autóctonos de estos dinosaurios. El carácter *in situ* de los restos fósiles de dinosaurios no avianos obliga entonces a reconsiderar la edad de los sedimentos de la Formación Los Llanos como Cretácicos (Hünicken *et al.*, 2001; Tauber, 2007; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012; Hechenleitner *et al.*, 2014b).

Dado que el registro de huevos de dinosaurios saurópodos con morfologías similares a los hallados en Sanagasta abarca gran parte del Cretácico, los primeros intentos por acotar la edad de este sitio de nidificación, se concentraron en el evento hidrotermal que fue concomitante con la oviposición (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012). De acuerdo con Mutti *et al.* (2005a, 2005b), cinco eventos hidrotermales acaecieron en relación a la formación de las Sierras Pampeanas en distintos momentos de la historia geológica: en el Proterozoico, en el lapso Cámbrico Temprano-Medio, en el Ordovícico Temprano-Medio, en el Carbonífero-Cretácico y en el Cenozoico. Cada uno de ellos muestra una signatura hidrotermal y metalogénica particular, por lo que el análisis geoquímico de las rocas de Sanagasta podría proporcionar indicios de la edad de la Formación Los Llanos. Sobre la base los datos

geoquímicos Grellet-Tinner y Fiorelli (2010) vincularon a Sanagasta con el ciclo correspondiente al lapso Carbonífero-Cretácico conocido como ciclo extensional Gondwánico. Siguiendo esta propuesta, Fiorelli *et al.* (2012) refinaron aún más la interpretación sugiriendo que los depósitos de Sanagasta podrían ser correlativos con una etapa metalogénica extensional cuya edad corresponde al lapso Hauteriviano-Aptiano. Sin embargo cabe aclarar que este tipo de correlación debe ser tomado con cautela ya que otros factores dentro del marco tectónico de las Sierras Pampeanas han demostrado no ser homogéneos o sincrónicos, e.g. edades de exhumación (Löbens *et al.*, 2011; Bense *et al.*, 2013).

Hünicken *et al.* (2001) y Tauber (2007) utilizaron al propio material oológico como *proxi* para acotar la edad de los afloramientos de la Formación Los Llanos en Sanagasta. De acuerdo a los autores los caracteres morfológicos permitían incluir a los huevos de Sanagasta bajo la denominación parataxonómica *Sphaerovum erbeni*, que además incluye huevos y cáscaras (con ciertas diferencias entre sí) provenientes de las Formaciones Allen, en Río Negro (Manera de Bianco, 1996; Martinelli y Forasiepi, 2004; Simón, 2006; Salgado *et al.*, 2007), Colorado, en La Pampa (Casadio *et al.*, 2002) y Puerto Yaruá, en Entre Ríos (De Valais *et al.*, 2003), que corresponden al Cretácico Superior.

Otro aspecto interesante del registro fósil de Sanagasta es la presencia de posibles diatomeas pennadas (Fiorelli *et al.*, 2012). Aunque no se cuenta hasta el momento con un estudio detallado sobre la ocurrencia de estos organismos en el paleoambiente hidrotermal de Sanagasta, cabe destacar que el registro más antiguo hasta el momento de diatomeas pennadas data del Cretácico Superior (Campaniano, 75 Ma), que además es consistente con estimaciones basadas en relojes moleculares (Sims *et al.*, 2006; Kooistra *et al.*, 2007).

A partir del análisis de los posibles indicadores geológicos y paleontológicos, la hipótesis de una edad Cretácica para la depositación de la Formación Los Llanos en el valle de Sanagasta resulta muy bien soportada. Sin embargo, queda pendiente un mayor refinamiento que permita confirmar o descartar su asignación al Hauteriviano-Aptiano.

A los hallazgos de restos fósiles en Sanagasta se han sumado en los últimos años múltiples hallazgos en la localidad clave de Tama. Estos descubrimientos incluyen una nueva fauna de vertebrados y una asociación de ostrácodos y carofitas. Entre los hallazgos de vertebrados se cuentan dinosaurios terópodos abelisauridos (Fiorelli *et al.*, 2014) y saurópodos titanosaurios –incluyendo un nuevo sitio de nidificación– (ver Capítulos IV y V; Hechenleitner *et al.* 2014a, 2016b), tortugas y una nueva especie de cocodrilos notosuquios, *Llanosuchus tamaensis* (Fiorelli *et al.*, 2016). Además se ha recuperado una asociación de microfósiles integrada por carofitas y ostrácodos de agua dulce (Carignano *et al.*, 2013). Tal como ocurriera con Sanagasta (Ezpeleta *et al.*, 2006; Fiorelli *et al.*, 2013), la autoctonía de esta asociación fue cuestionada recientemente (Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2014). Sin embargo, la ocurrencia de acumulaciones de huevos completos de saurópodos titanosaurios reflejando condiciones originales de oviposición (Hechenleitner *et al.*, 2016b), así como la preservación de microfósiles calcáreos (Carignano *et al.*, 2013), cuyas posibilidades de mantenerse intactos durante el transporte son ínfimas, dan cuenta independientemente de la preservación de los restos en su contexto original, a la vez que

soportan consistentemente las inferencias paleobiológicas y paleoambientales que de allí se desprenden.

Las relaciones filogenéticas de los distintos grupos de vertebrados continentales hallados en Tama (e.g. Fiorelli *et al.*, 2014, 2016) sugieren una estrecha vinculación con faunas que son típicas del Cretácico Superior de Sudamérica. En consonancia, la asociación de microfósiles recientemente reportada incluye carofitas y ostrácodos de agua dulce, algunos de los cuales han sido descritos como buenos indicadores bioestratigráficos. Entre ellos se destacan dos especies de ostrácodos: *Ilyocypris triebeli* y *Wolburgiopsis neocretacea* (Carignano *et al.*, 2013). Estas especies y formas muy afines fueron previamente registradas en formaciones cretácicas de la Cuenca Neuquina (Formaciones Anacleto, Allen y Loncoche), de la Precordillera de San Juan y La Rioja (Formación Ciénaga del Río Huaco) y de la Cuenca del NOA (Formación Yacoraite), permitiendo así asignar a los afloramientos de la Formación Los Llanos en la localidad de Tama al Cretácico Superior (Carignano *et al.*, 2013; Hechenleitner *et al.*, 2014b). Más aún, la precisión del registro microfósilífero mencionado sugiere refinar la edad al Campaniano. Sin embargo, hasta tanto no se cuente con estudios más detallados de las asociaciones de microfósiles en esta localidad de la Formación Los Llanos, se mantendrá su asignación original (Bodenbender, 1911), i.e. Cretácico Superior. Aunque los datos geoquímicos (Fiorelli *et al.*, 2012) sugieren algo de cautela al menos en el caso de los afloramientos de Sanagasta, tanto los restos fósiles de esta localidad como los de Tama refuerzan la asignación de la Formación Los Llanos al Cretácico Superior.

CONCLUSIONES

- El relevamiento estratigráfico de los afloramientos de la Formación Los Llanos en el área del valle de Colozacán (Tama), permitió confirmar que la unidad está representada por escasos niveles de conglomerados arenosos y perfiles de paleosuelos acumulativos que se desarrollan a través de prácticamente toda la secuencia expuesta. Se identificaron los pedotipos Tama y Colozacán, de los cuales el primero representa el 70% de la sucesión y contiene gran parte de los restos de vertebrados y microfósiles.
- La información geológica recabada en las localidades de Sanagasta y Tama permite inferir un clima árido y semi-árido para el momento de la depositación de la Formación Los Llanos. Sin embargo sus características sedimentológicas permiten distinguir contextos paleoambientales diferentes. Por un lado, la oviposición de huevos de titanosaurios en Sanagasta ocurrió en un paleoambiente hidrotermal, mientras que en Tama la oviposición por parte de otra especie de titanosaurios se dio en perfiles de paleosuelos. La información contenida en estos perfiles permite inferir un paleoambiente con precipitaciones estacionales. Además la presencia de trazas de raíces de distintos tamaños (1 mm – 60 cm) sugiere que las lluvias fueron suficientes para abastecer una vegetación mayormente herbácea y arbustiva esparcida, pero que también contó (en sitios puntuales) con vegetación de porte arbóreo.

- Tanto los representantes de la fauna de vertebrados como la asociación de ostrácodos de agua dulce permiten restringir la edad de los depósitos de la Formación Los Llanos en Tama al Cretácico Superior. Aunque en Sanagasta los datos geoquímicos del sedimento portador de restos de huevos presentan similitudes con una fase metalogénica (asociada a hidrotermalismo ocurrido en Sierras Pampeanas) del Cretácico Inferior (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010), tanto los huevos aquí asignados a Titanosauria (ver Capítulo V; Hechenleitner *et al.*, 2016a) como la presencia de posibles diatomeas pennadas sugieren que los depósitos son más jóvenes, muy posiblemente Cretácico Superior.
- Aunque el modelo propuesto por Dávila y Lithgow-Bertelloni (2013) es muy interesante y probablemente válido, no refleja apropiadamente la historia geológica del relleno sedimentario de la Cuenca de La Rioja, en el área comprendida entre las Sierras de Los Llanos y Velasco, en el este de la provincia de La Rioja. A la luz de la evidencia paleontológica (que incluye varios hallazgos que son estudiados en detalle en capítulos subsiguientes) es claro que la actividad tectónica y la depositación asociada de la Formación Los Llanos no resultaron de procesos geodinámicos Miocenos.

CAPÍTULO IV.

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

INTRODUCCIÓN

El primer registro inequívoco de saurópodos titanosaurios en la provincia de La Rioja proviene de los afloramientos pobremente estudiados de la Quebrada de Santo Domingo, Departamento Vinchina, en el Oeste de la provincia (Fig. 4.1). El material actualmente depositado en la colección del Museo de Ciencias Antropológicas y Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja incluye dos vértebras caudales (UNLR 077) que se corresponden (parcialmente) con el material reportado por Arcucci *et al.* (2005), con los números UNLR 061-063. De acuerdo con los autores, la procelia de los cuerpos vertebrales, la altura de los arcos neurales y la posición posterior de su baja espina neural permiten asignar las vértebras caudales a Titanosauria (Arcucci *et al.*, 2005). Al ser considerado cretácico, el nivel portador de estos restos fue identificado por los autores como Formación Ciénaga del Río Huaco siguiendo el criterio de Limarino *et al.* (2005). Esta unidad fue previamente reconocida en la Precordillera de San Juan y La Rioja. Posiblemente debido a la escasez de los materiales, su pobre preservación y la falta de

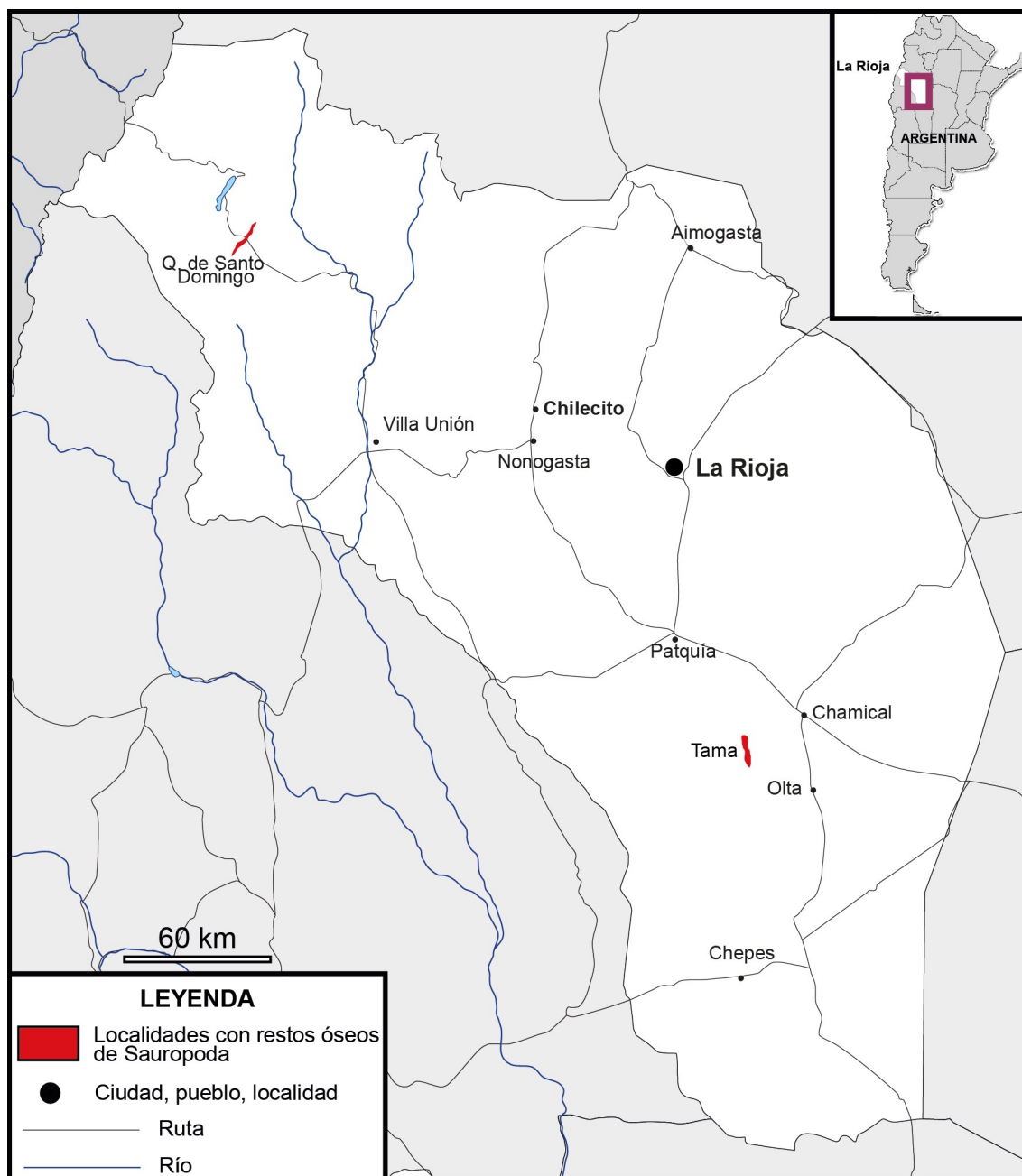


Fig. 4.1. Mapa de los sitios con restos óseos de Sauropoda en la provincia de La Rioja.

precisión sobre su procedencia estratigráfica, no existen trabajos extensos publicados sobre los mismos.

Pocos años después de estos hallazgos en la Quebrada de Santo Domingo, y como una continuación del descubrimiento del sitio de nidificación de dinosaurios saurópodos del Parque Geológico Sanagasta, el departamento de Geociencias del CRILAR emprendió una serie de trabajos exploratorios en varias localidades con afloramientos de la Formación Los Llanos (e.g. Tama, Ampiza, Tanín, Chepes). Como resultado de las campañas, se descubrieron numerosos restos de dinosaurios y otros vertebrados cretácicos en la localidad de Tama. Entre los fósiles hallados, Fiorelli *et al.* (2011a, 2011b) reportaron la presencia de vértebras caudales de Titanosauria (CRILAR-Pv 518).

Recientemente las campañas de prospección y excavación realizadas en el marco de esta tesis, permitieron expandir el registro osteológico de dinosaurios de la Formación Los Llanos a lo largo de varias localidades del sur de La Rioja, como Tama (Fig. 4.1) y Olta-Olpas. En esta última, la unidad está caracterizada por depósitos conglomerádicos de matriz carbonática en los que se hallaron restos desarticulados y fragmentarios de dinosaurios terópodos (entre los que se destaca un fragmento apical de diente asignable tentativamente a Abelisauridae) y ornitópodos (porción proximal y media de un fémur de pequeño tamaño de un posible Iguanodontia). Sin embargo todavía no se han recuperado en esta localidad restos que puedan ser positivamente identificados como Sauropoda. Por el contrario, las continuas tareas de campo en la localidad de Tama permitieron incrementar el número de materiales asignables a Titanosauria a partir del hallazgo de restos de dos individuos, que se suman al material mencionado por Fiorelli *et al.* (2011b).

Objetivos específicos

Actualmente los restos óseos de Titanosauria son relativamente abundantes y se han reportado en varias localidades de la provincia (e.g. Quebrada de Santo Domingo, Tama, Sanagasta). Sin embargo no existen descripciones detalladas que permitan comprender la diversidad de este clado en La Rioja, durante el Cretácico. Por lo tanto en el presente capítulo se proponen los siguientes objetivos:

Objetivo 1: Caracterizar la morfología osteológica de los saurópodos de la Formación Los Llanos.

Hipótesis de trabajo 1: La estructura ósea de los restos de dinosaurios saurópodos de la Formación Los Llanos refleja variaciones relacionadas con cuestiones taxonómicas.

Objetivo 2: Analizar la diversidad alfa de los saurópodos de la Formación Los Llanos.

Hipótesis de trabajo 2: La diversidad de saurópodos de la Formación Los Llanos ha sido subestimada.

Objetivo 3: Evaluar su posible pertenencia a Titanosauria.

Hipótesis de trabajo 3: Los restos CRILAR-Pv 509-511 y 518 hallados en Tama corresponden a Titanosauria y están relacionados filogenéticamente con aquellos conocidos en otras cuencas cretácicas de nuestro país y América del Sur.

DESCRIPCIÓN Y COMPARACIONES

Los depósitos de la Formación Los Llanos en la localidad de Tama (Fig. 4.1) han proporcionado restos fragmentarios de al menos cuatro individuos considerados posibles titanosaurios. Los mismos son descritos a continuación.

Individuo 1. CRILAR-Pv 518 (A-I)

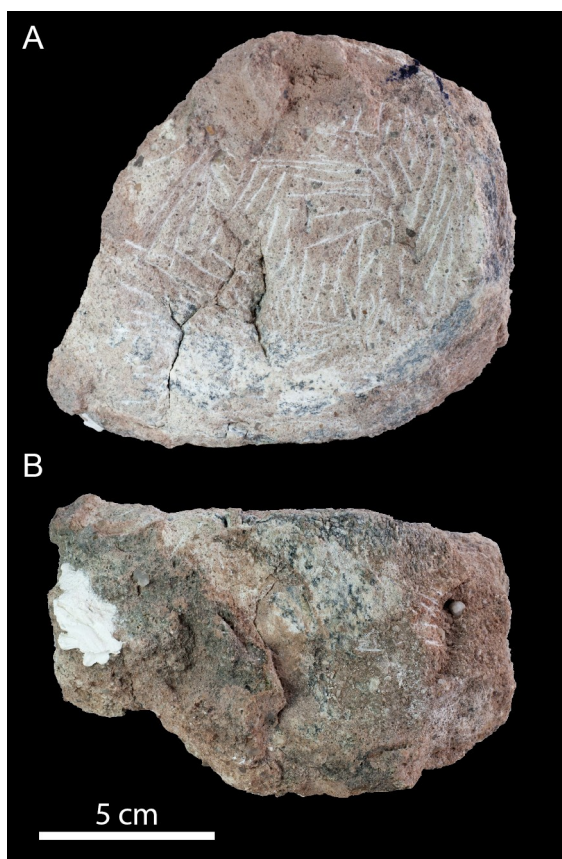


Fig. 4.2. Vértebra caudal anterior? CRILAR-Pv 518a. **A.** Vista anterior. **B.** Vista ventral.

El material se compone de nueve vértebras desarticuladas, que en su mayoría se hallan pobremente preservadas. Seis de ellas están representadas exclusivamente por centros vertebrales, algunos de los cuales se preservan incompletos y con signos de una intensa erosión, producto de la exposición sub-aérea. Por estas razones es difícil establecer su posición exacta en el esqueleto axial. Así, el criterio de ordenamiento utilizado se basa exclusivamente en el tamaño relativo de cada elemento.

CRILAR-Pv 518a

La vértebra de mayor tamaño en este espécimen es CRILAR-Pv 518a, de la cual se preserva parcialmente su centro vertebral (Fig. 4.2A-B). En él se observa una superficie articular cóncava y parte de la superficie ventral. En vista anterior, la superficie ventral genera un borde aplanado en el margen ventral de la cara articular (Fig. 4.2A). A su vez, la porción preservada de esta superficie ventral es ligeramente cóncava (Fig. 4.2B). El carácter extremadamente fragmentario de este resto no permite determinar con precisión su posición dentro de la serie vertebral. Sin embargo, y en función de las demás vértebras caudales preservadas, podría tratarse de una caudal media-anterior.

CRILAR-Pv 518b

Esta vértebra es la segunda en tamaño y corresponde a la serie de vértebras caudales. De la misma se preservó sólo el cuerpo vertebral y ambas prezigapófisis. El cuerpo (incluyendo el cóndilo

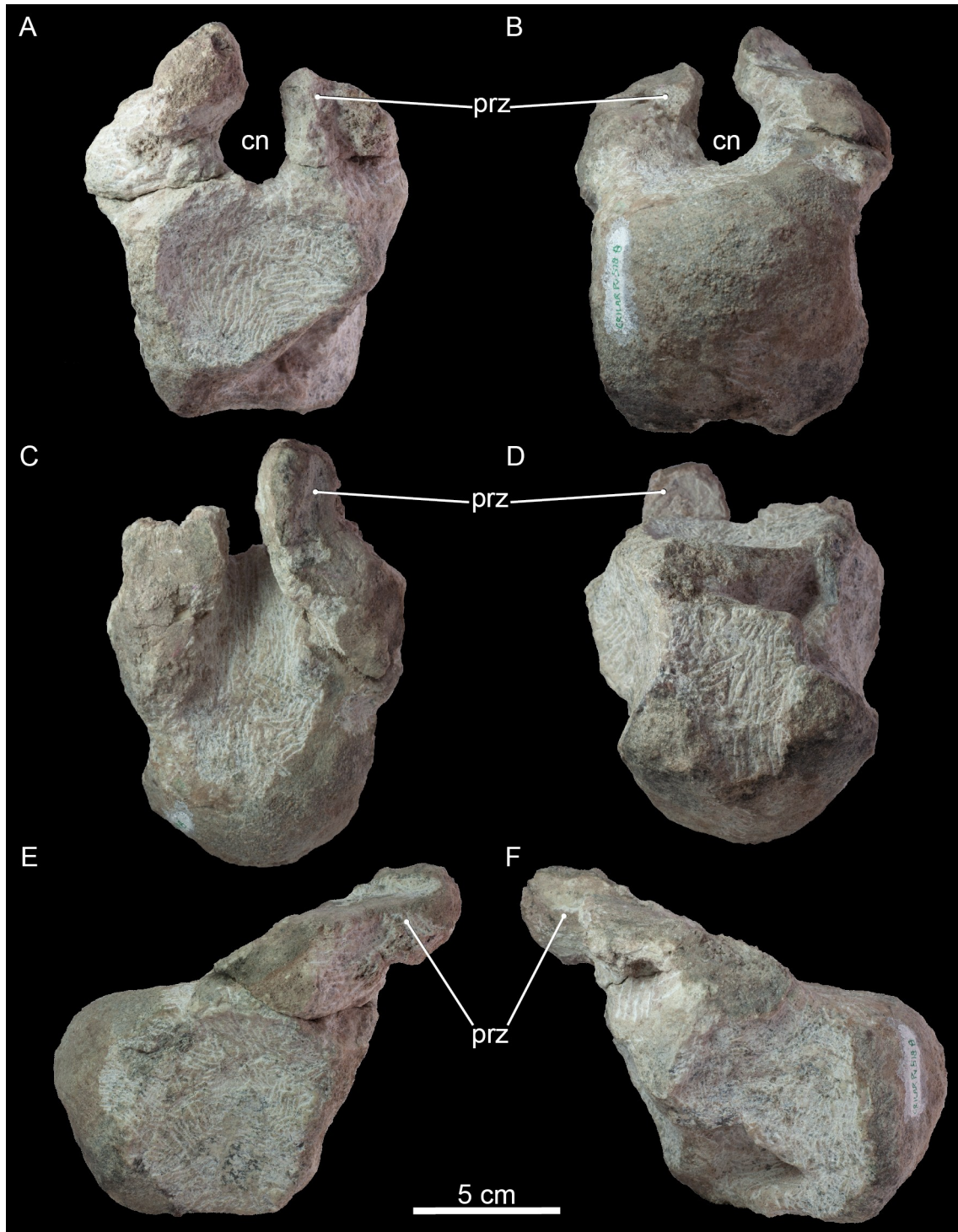


Fig. 4.3. Vértebra caudal media CRILAR-Pv 518b. **A.** Vista anterior. **B.** Vista posterior. **C.** Vista dorsal. **D.** Vista ventral. **E-F.** Vista lateral. Abreviaciones: cn, canal neural; prz, prezigapófisis.

articular) es apenas más largo que alto. Tanto en vista anterior como posterior presenta una sección subcuadrangular y es fuertemente procélico (Fig. 4.3A-B). En vista dorsal el centro es aplanado y un poco más angosto que el arco neural (Fig. 4.3C). Además presenta una superficie ventral aplanada con una sutil depresión longitudinal anteroposterior delimitada por rebordes laterales. Dichos rebordes contactan posteriormente con ambas superficies de articulación para el arco hemal las cuales presen-

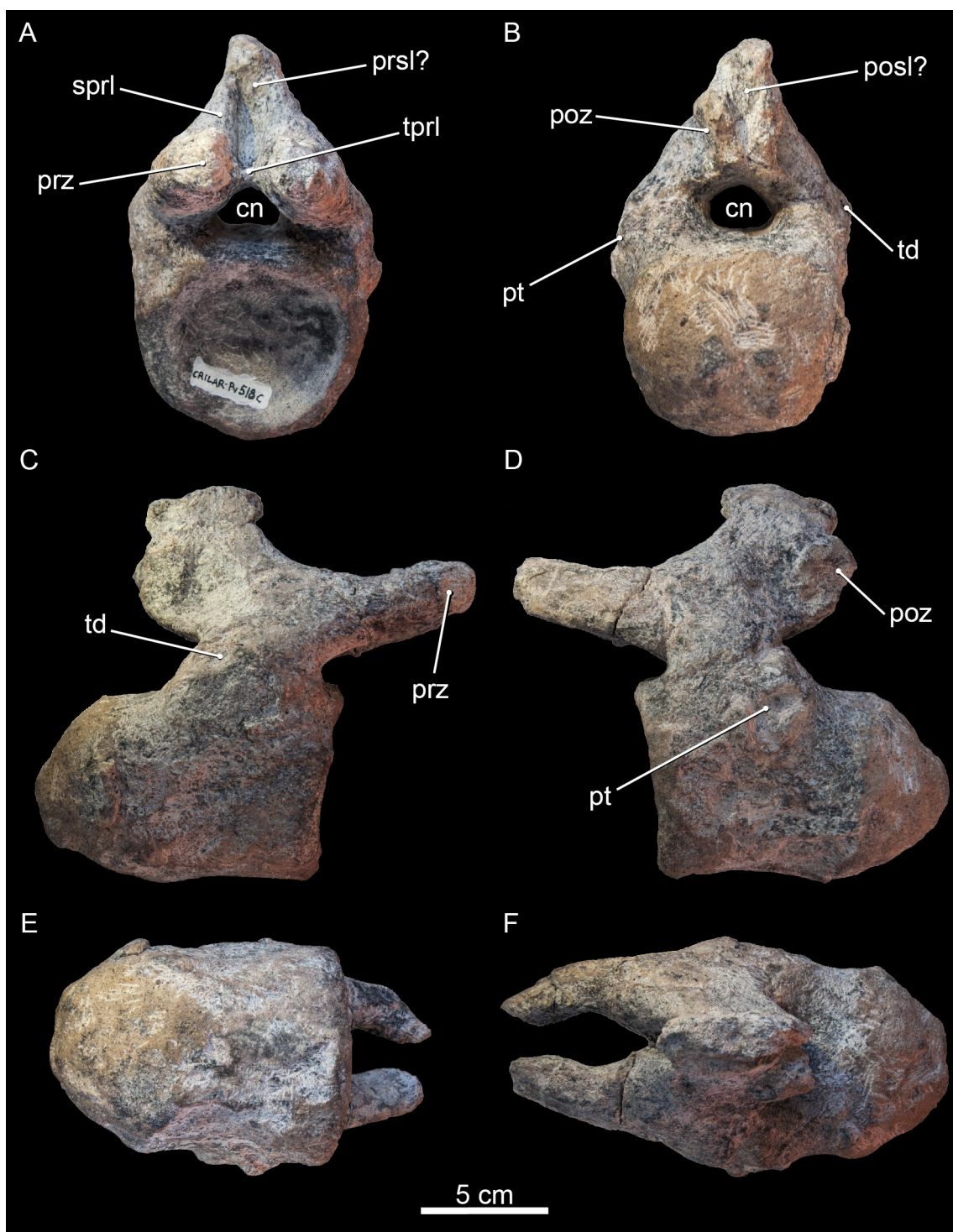


Fig. 4.4. Vértebra caudal media 11? CRILAR-Pv 518c. **A.** Vista anterior. **B.** Vista posterior. **C.** Vista lateral derecha. **D.** Vista lateral izquierda. **E.** Vista ventral. **F.** Vista dorsal. Abreviaciones: cn, canal neural; posl, lámina postespinal; poz; postzigapófisis; prsl, lámina prespinal; prz, prezigapófisis, pt, proceso transverso; sprl, lámina espinoprezigapofisial; td, tuberosidad dorsal.

tan sección triangular (Fig. 4.3D). En cuanto al arco neural, se preservan los pedicelos, sobresaliendo lateralmente al cuerpo vertebral en vista anterior y ambas prezigapófisis. Por su parte, las prezigapófisis son cortas y proyectadas anterodorsalmente (Fig. 4.3E-F); su mala preservación no permite observar en detalle las correspondientes superficies de articulación.

Tabla 4.1: Medidas del espécimen CRILAR-Pv 518c.

	Medidas (mm)
Largo total incluyendo prezigapófisis	165,03
Largo del centro (incluyendo el cóndilo)	117,08
Largo del centro (sin el cóndilo)	82,37
Altura total (centro + arco neural + espina neural)	148,94
Altura del arco neural y la espina neural	77,49
Altura de la superficie articular anterior	74,2
Ancho de la superficie articular anterior	85
Altura del centro (vista posterior)	71,45
Ancho del centro (vista posterior)	81,89
Ancho del canal neural (vista anterior)	23,02
Altura del canal neural (vista anterior)	17,7

CRILAR-Pv 518c

Esta la única vértebra que se halló prácticamente completa, careciendo tan solo de ambos procesos transversos y, posiblemente, parte del extremo apical de la espina neural. Su buena preservación no solo permite su medición (Tabla 4.1) y descripción detallada sino además su comparación con otros titanosaurios, e.g. *Baurutitan*, cuya serie caudal es mucho más completa y se halló articulada.

El centro vertebral (sin considerar el cóndilo articular) es apenas más largo que alto y marcadamente procélico (Fig. 4.4A-D). En vista anterior es más ancho que alto (Fig. 4.4A), tal como se observa en las caudales 8-10 de *Baurutitan* (Kellner *et al.*, 2005). En la misma vista, el margen lateral de la articulación anterior de esta vértebra es ligeramente curvado, al igual que en las caudales MCa 1-2 de *Bonitasaura* (Gallina, 2011) y en las caudales 8-11 de *Baurutitan* (Kellner *et al.*, 2005), mientras que por ejemplo en este último taxón dicho margen se vuelve más recto y vertical en las caudales medias más posteriores (e.g. caudales 13-15). Aunque la zona de articulación con el arco hemal en la región posteroventral del centro se halla parcialmente preservada en ambos lados, se reconoce un pequeño remanente del lado izquierdo del elemento. Una característica interesante de esta vértebra es que el margen ventral del centro es relativamente plano (Fig. 4.4C-D), especialmente si se lo compara con formas como *Baurutitan*, *Bonitasaura*. En ciertos casos las vértebras pierden los frágiles bordes ventrales de las caras de articulación anterior y posterior, por lo que el margen ventral del centro aparenta ser más plano. Sin embargo, el tejido óseo de CRILAR-Pv 518c no parece estar dañado. Este margen ventral es a su vez mucho menos recurvado (en vista lateral) en CRILAR-Pv 518c que en los dos centros vertebrales del titanosaurio de Quebrada de Santo Domingo (Fig. 4.5). Otro aspecto que los diferencia es la forma del cóndilo articular en vista lateral, aunque este carácter puede variar ligeramente a lo largo de la serie caudal (Campos *et al.*, 2005; Kellner *et al.*, 2005).

El arco neural se ubica por delante de la mitad del centro vertebral y posee los pedicelos cortos y bajos. El canal neural es elíptico en sección trasversal, siendo más ancho que alto (Fig. 4.4B). Esta forma es característica de las vértebras caudales medias de *Baurutitan* (Kellner *et al.*, 2005) y se obser-

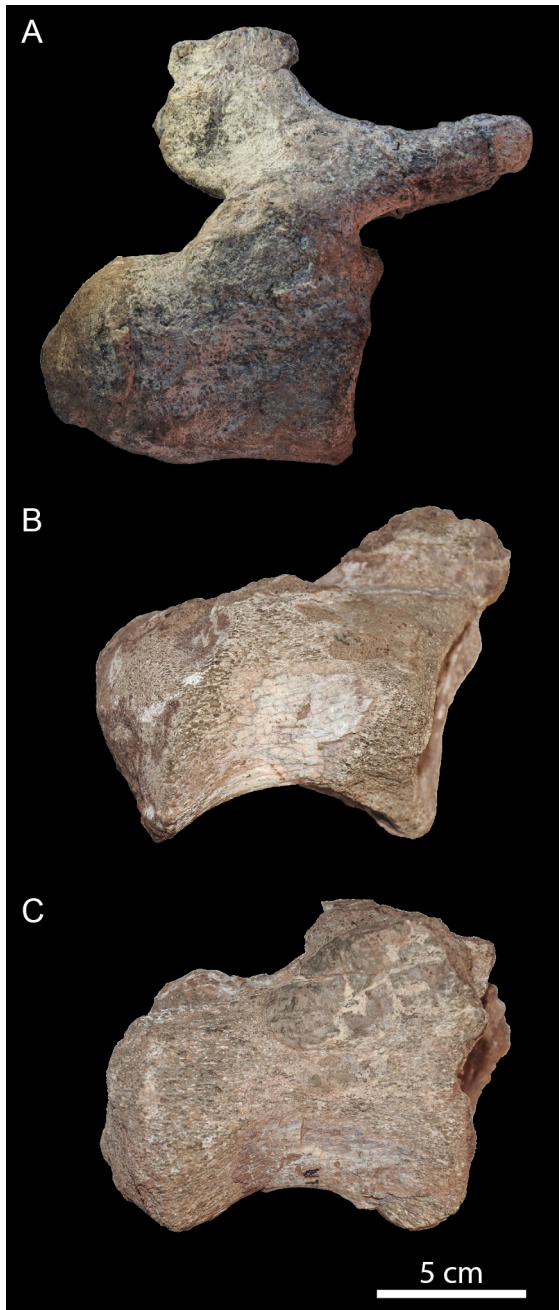


Fig. 4.5. Vértebras caudales de titanosaurios de la provincia de La Rioja en vista lateral derecha. **A.** CRILAR-Pv 518c. **B-C.** UNLR 077. Nótese la diferencia en la curvatura del margen ventral del centro vertebral, la cual es mucho más marcada en UNLR 077.

va al menos en algunas de las caudales medias de *Bonitasaura*, *Uberabatitan* y *Trigonosaurus* (Kellner *et al.*, 2005; Salgado y De Souza Carvalho, 2008; Gallina, 2011). Las prezigapófisis se extienden antero-dorsalmente con un ángulo de c.22° respecto a la horizontal (Fig. 4.4C-D). En vista dorsal ambas ramas se curvan medialmente delimitando un espacio romboidal y se conectan medialmente por una conspicua lámina intraprezigapofisial, delimitando una fosa prespinal profunda y alargada verticalmente (Fig. 4.4A). La porción preservada de la espina neural permite reconocer que es expandida antero-posteriormente y se orienta dorsalmente, levemente retrasada respecto a la porción media del centro vertebral (Fig. 4.4C-D). Esta se conecta además con las prezigapófisis a través de las correspondientes láminas espinoprezigapofisiales las cuales están muy bien desarrolladas (Fig. 4.4A, C-D, F). Es difícil establecer la presencia de una lámina prespinal, aunque se observa una pequeña protuberancia lateralmente comprimida hacia la región más anterodorsal de la espina (Fig. 4.4A). En vista posterior la

fosa postespinal es algo más estrecha que la prespinal acuñándose ventralmente entre ambas postzigapófisis (Fig. 4.4B). Aunque la mala preservación sugiere algo de cautela, la lámina postespinal parece ser más evidente que la prespinal. El arco neural se inclina ligeramente hacia la región posterior y las postzigapófisis se ubican algo retrasadas respecto a la mitad del centro vertebral (Fig. 4.4C-D). Estas últimas tienen carillas articulares bien marcadas y, en vista posterior, presentan un ángulo de c.30° entre ambas, separadas por la fosa postespinal. Aunque los procesos transversos no se hallan presentes, sus superficies de articulación se observan como un reborde de sección subtriangular que sobresale lateralmente en la región medio-dorsal del cuerpo vertebral (Fig. 4.4C-D). Este reborde es más evidente del lado izquierdo que del derecho (Fig. 4.4D), donde parece haber sido removido por la exposición a la meteorización. Inmediatamente por encima de esta zona, sobre el pedicelo y en contacto entre el proceso transversal y el arco neural, se observa una cicatriz longitudinal. Aunque no sea posible rastrear esta estructura en otras vértebras del espécimen CRILAR-Pv 518, su forma y posición, por encima de los procesos transversos, recuerda a la estructura definida como tuberosidad dorsal (= *dorsal tuberosity*; Fig. 4.4C) observada originalmente en *Baurutitan* (Kellner *et al.*, 2005) y luego identificada en otros Lithostrotia no saltosaurinos como *Bonitasaura* (Gallina, 2011), *Alamosaurus* y posiblemente *Epachthosaurus* (Fig. 7 en Martínez *et al.*, 2004).

CRILAR-Pv 518d-i

El resto de elementos que componen la serie se ordenan respetando el criterio arbitrario de tamaño relativo y comprende seis centros vertebrales preservados mayormente incompletos (Fig. 4.6A-F). Sin embargo, es posible observar en algunos de ellos su condición procélica. En varios de los elementos se reconocen pequeñas secciones del canal neural, delimitado lateralmente por remanentes del arco neural. En ninguno de los casos fue posible hacer mediciones que puedan ser de utilidad en la comparación.

En ciertos casos, la ruptura (e.g. CRILAR-Pv 518e) o la pérdida de partes significativas del tejido óseo del centro vertebral permite observar que el hueso presenta una textura esponjosa en la región interna, con celdas relativamente grandes. Como puede observarse en CRILAR-Pv 518e y 518g el hueso se vuelve algo más compacto hacia la superficie cóncava de la cara articular anterior (Fig. 4.6B, D).

Individuo 2. CRILAR-Pv 509a-c

Ulna (CRILAR-Pv 509a)

Se halló una ulna derecha completa de 83 cm de longitud. En general su morfología recuerda a la ulna de *Aeolosaurus* (García y Salgado, 2013), aunque CRILAR-Pv 509a es más larga y más robusta en su extremo proximal (Fig. 4.7A-C). En esta región proximal se distinguen una serie de estructuras que le confieren una típica sección triangular (Fig. 4.7D). La más conspicua es el proceso olecranon, que se

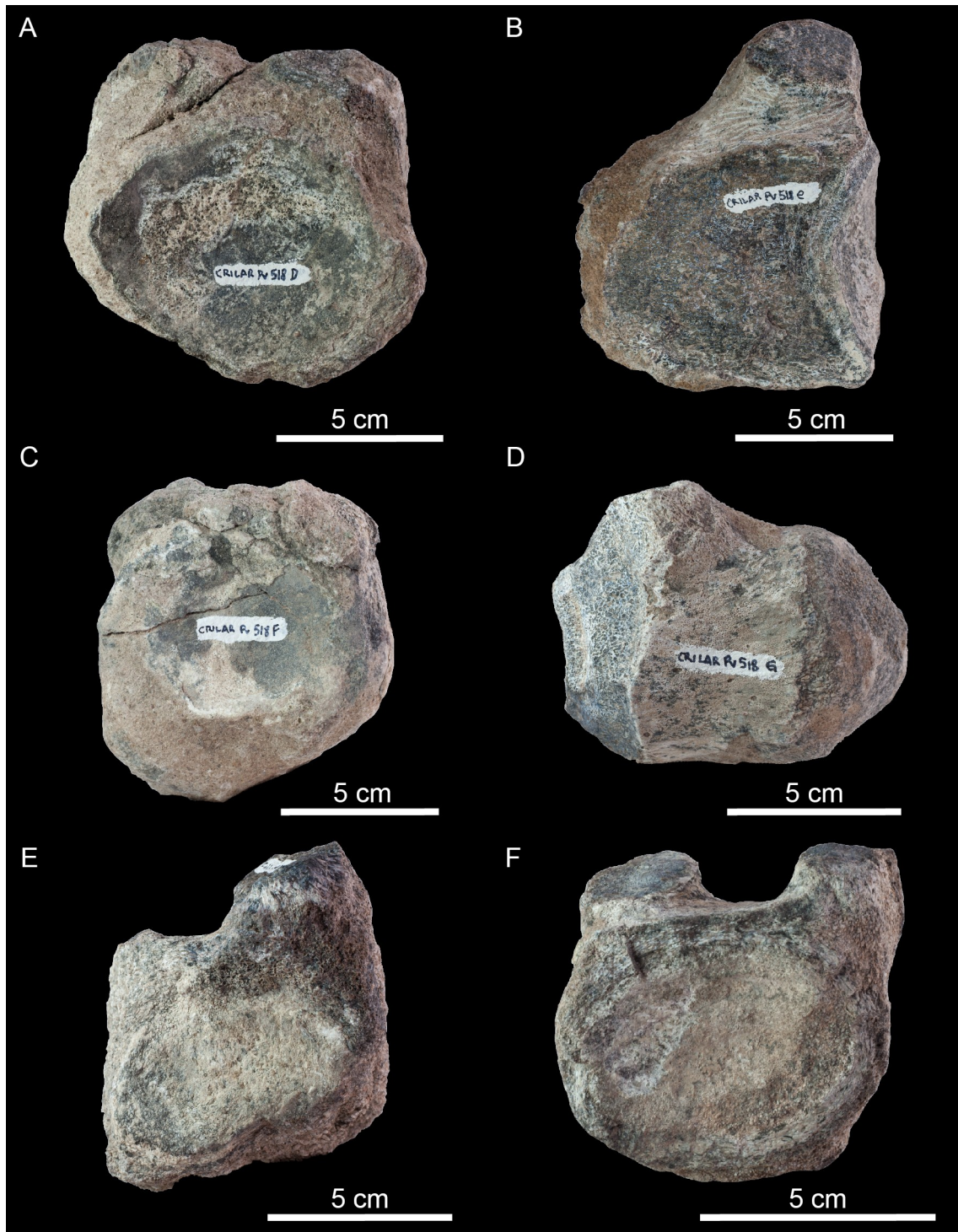


Fig. 4.6. Vértebrae caudales CRILAR-Pv 518d-i. **A.** CRILAR-Pv 518d en vista anterior. **B.** CRILAR-Pv 518e en vista lateral derecha. **C.** CRILAR-Pv 518f en vista anterior. **D.** CRILAR-Pv 518g en vista lateral izquierda. **E.** CRILAR-Pv 518h en vista anterior. **F.** CRILAR-Pv 518i en vista anterior.

ubica en posición posterolateral y se extiende ligeramente por sobre la superficie articular, como ocurre en los Titanosauria, aunque no es tan prominente como en los Saltosaurinae (Otero, 2010). A este se suman los procesos anterolateral y anteromedial bien desarrollados, los cuales forman crestas que se extienden hasta el tercio distal del hueso. La cara radial de la ulna, marcadamente cóncava en su porción más proximal, presenta una cresta longitudinal para inserción muscular, que también está pre-

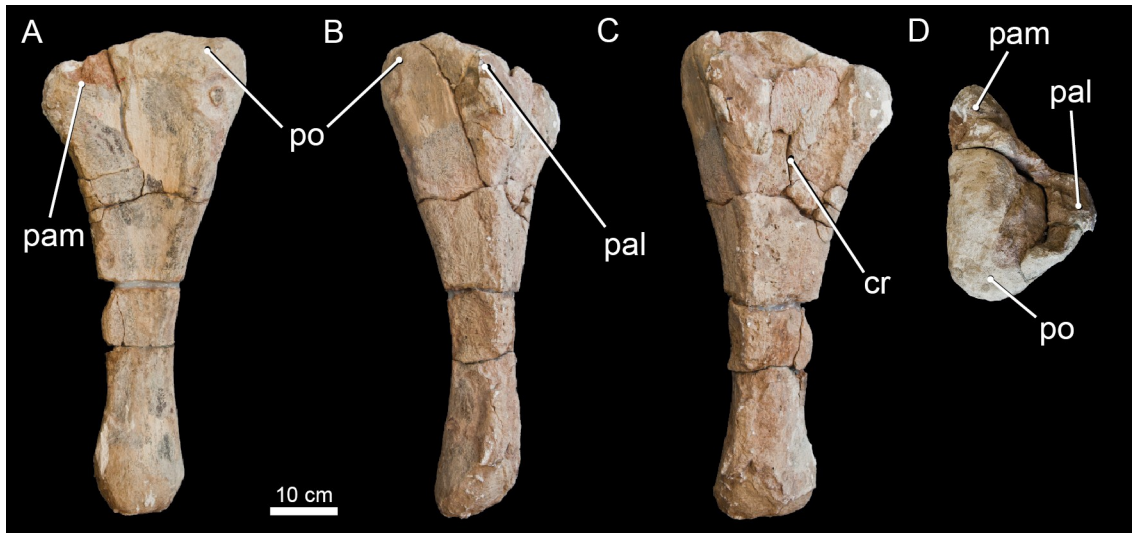


Fig. 4.7. Ulna derecha CRILAR-Pv 509a. **A.** Vista medial. **B.** Vista lateral. **C.** Vista anterior. **D.** Vista proximal.

sente en otros Lithostrotia no saltosaurinos como por ejemplo en *Bonitasaura*, *Rapetosaurus* y *Aeolosaurus*.

Pubis (CRILAR-Pv 509b)

Un pubis derecho fue hallado en íntima asociación con un extremo distal de fémur derecho (CRILAR-Pv 509c). A diferencia de este último, fue posible reconstruir el extremo distal del pubis con fragmentos hallados a pocos centímetros del hueso expuesto (Fig. 4.8). Ambos extremos del elemento se hallan mal preservados. Sin embargo, es posible reconocer algunas de las características principales.

En general, el pubis tiene un aspecto elongado y aplanado como en otros titanosaurios, siendo apenas 5 cm más largo que el pubis de *Bonitasaura*, aunque en este último el extremo proximal no está preservado completo. En su extremo proximal el pubis hallado se ensancha un poco más que en formas como *Uberabatitan* (Salgado y De Souza Carvalho, 2008), pero no tanto como en *Bonitasaura*. En esta porción se reconocen (aunque incompletas) las correspondientes facetas de articulación con el ilion e isquion (Fig. 4.9A). El foramen obturador se abre hacia el margen proximal y separa ambas facetas de articulación (Fig. 4.9B), siendo relativamente más ancho que en otros titanosaurios como *Bonitasaura*, *Rapetosaurus* y *Aeolosaurus* y algo más estrecho que en *Uberabatitan*. El extremo distal del pubis rota c.90° respecto del ancho máximo del extremo proximal (Fig. 4.9A, C). Esta torsión es especialmente evidente en el margen medial, el cual se dorsaliza distalmente. Hacia este margen, el hueso se torna delgado y laminar, presentando un borde discontinuo con un perfil en forma de S (Fig. 4.9C), tal como ocurre en todos los Eusauropoda (Carballido *et al.*, 2015, car. 287). Por el contrario, el margen lateral del pubis está bien preservado y muestra un borde grueso y redondeado (Fig. 4.9A-B, D). En vista ventral se observa una cresta medial robusta, que permanece evidente hasta el tercio distal del elemento (Fig. 4.9A). Proximalmente la cresta se ubica en una posición media, cercana al extremo proximal de la faceta de articulación con el isquion, pero luego se desplaza paulatinamente hacia el mar-



Fig. 4.8. Imagen de campo de los elementos CRILAR-Pv 509b-c.

gen lateral. Una condición similar se observa en *Uberabatitan* y también en *Bonitasaura* y *Rapetosaurus*, aunque en estos últimos el desarrollo de la cresta no es tan conspicuo.

Fémur (CRILAR-Pv 509c)

Hasta el momento sólo se ha recuperado la porción distal de un fémur derecho. El mismo se halló, al igual que el pubis (CRILAR-Pv 509b), seccionado transversalmente (Fig. 4.8). Tanto su buena preservación como el corte neto y transversal expuesto, paralelo a la pendiente del terreno, sugieren que la destrucción de buena parte de este elemento fue producto de la meteorización moderna. En esta sección transversal el hueso presenta un contorno elíptico, con su eje mayor orientado lateromedialmente (Fig.4.10A). La reducción en diámetro de esta sección respecto al extremo distal del elemento es algo más marcada que en *Bonitasaura*, asemejándose a la condición presente en *Rapetosaurus*. El extremo distal tiene un ancho máximo en sentido lateromedial de 26 cm, es decir que es comparable en tamaño con algunos titanosaurios de tamaño intermedio como *Aeolosaurus*, *Rocasaurus*, algo más pequeño que *Bonitasaura* pero mucho más grande que el fémur de *Rapetosaurus*.

Los cóndilos tibial y fibular se encuentran bien desarrollados y son perpendiculares al eje mayor del fémur (Fig.4.10A-F), a diferencia de lo que ocurre en *Opisthocoelicaudia*, *Neuquensaurus*, y *Saltausaurus*, en los cuales los cóndilos articulares no son perpendiculares sino “biselados” dorsomedialmente (Wilson y Carrano, 1999; Otero, 2010). El cóndilo tibial es más grande que el fibular, tiene forma redondeada y está dirigido posteriormente (Fig.4.10A, D). Tal como ocurre en otros titanosaurios, el cóndilo fibular se divide en dos zonas, una lateral y una medial. Estas zonas diferenciadas en el margen posterior del extremo distal, se extienden hacia la diáfisis formando crestas suaves que delimitan una concavidad mucho más pequeña que la observada entre los cóndilo tibial y fibular (Fig.4.10A-B). Los cóndilos delimitan además una concavidad anterior que no es tan profunda como la posterior (Fig.4.10A-D), tal como se observa en *Aeolosaurus*. En comparación, la concavidad anterior del extremo distal del fémur CRILAR-Pv 509c es más profunda que en *Aeolosaurus*, pero mucho menos pronunciada que en *Rapetosaurus* y algunos saltasaurinos como *Rocasaurus* y *Neuquensaurus*.

Individuos 3 (CRILAR-Pv 510) y 4 (CRILAR-Pv 511)

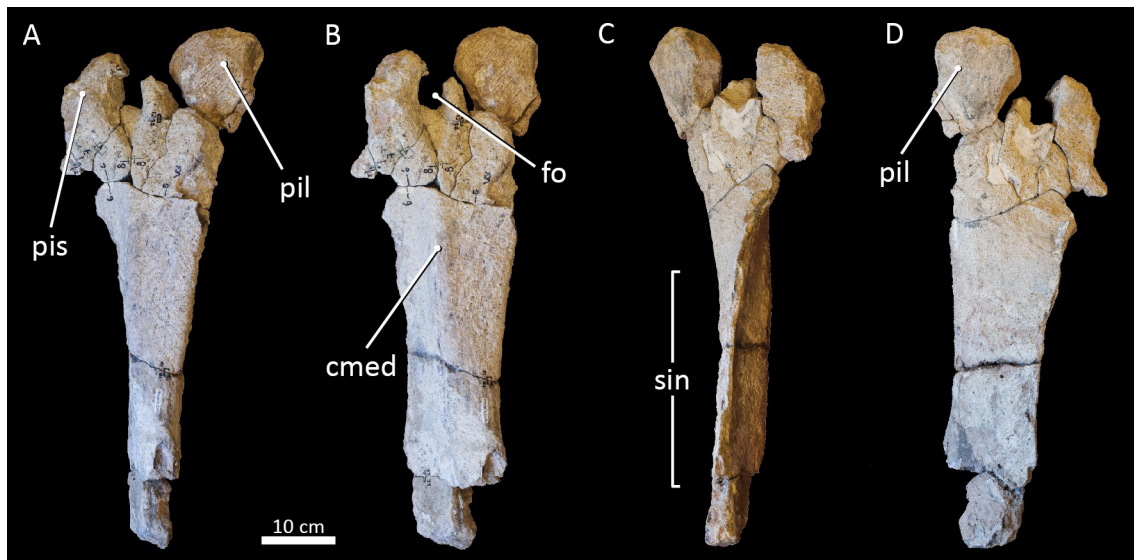


Fig. 4.9. Pubis CRILAR-Pv 509b. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista lateral. **D.** Vista ventral. **E.** Vista medial. Abreviaciones: cmed, cresta medial; fo, foramen obturador; pil, pedúnculo ilíaco; pis, pedúnculo isquiádico; sin, sínfisis púbica.

Individuo 3 - Ilion (Crilar-Pv 510)

Este individuo está representado exclusivamente por un ilion izquierdo parcialmente preservado, el cual fue hallado en el mismo nivel y a menos de 20 m de distancia del espécimen CRILAR-Pv 509. Sin embargo las relaciones de tamaño entre este elemento y el pubis del individuo anterior sugieren que el ilion perteneció a un ejemplar mucho más pequeño que CRILAR-Pv 509.

El ilion carece casi completamente de hoja ilíaca dorsal y cuenta solo con la parte proximal del pedúnculo púbico, por lo que carece también de superficie para la articulación del pubis debido a la meteorización. Sin embargo es posible distinguir la unión entre el pedúnculo púbico y la cresta preacetabular, que es extensa y continua, algo expandida lateralmente (Fig. 4.11A). En general, el ilion muestra una dirección posteroventral y su porción acetabular es ancha, representando casi la mitad de la longitud del fragmento de hueso preservado. Sobre la región acetabular el ilion carece de cresta supraacetabular. En la región preacetabular de la parte preservada, el proceso anterior -o cresta preacetabular- del ilion muestra una sección de contorno grueso y se expande lateralmente. Sin embargo, esta expansión lateral no es tan marcada como en la condición evidenciada por titanosaurios saltasaurinos (e.g. *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Trigonosaurus*). En su cara medial se distinguen sutilmente algunas zonas que podrían corresponder a las suturas con dos vértebras sacras.

Individuo 4 - Vertebra caudal posterior (CRILAR-Pv 511)

Esta vértebra fue hallada a escasos metros del espécimen CRILAR-Pv 509. Sin embargo se encontró rodada, es decir que su posición dentro de la columna estratigráfica no se conoce con exactitud. Además, esta corresponde al único elemento del esqueleto axial recuperado en la pequeña porción de ladera donde fueron hallados los especímenes CRILAR-Pv 509 y 510.

La vértebra recuperada es una caudal posterior muy mal preservada. Tiene un aspecto elonga-

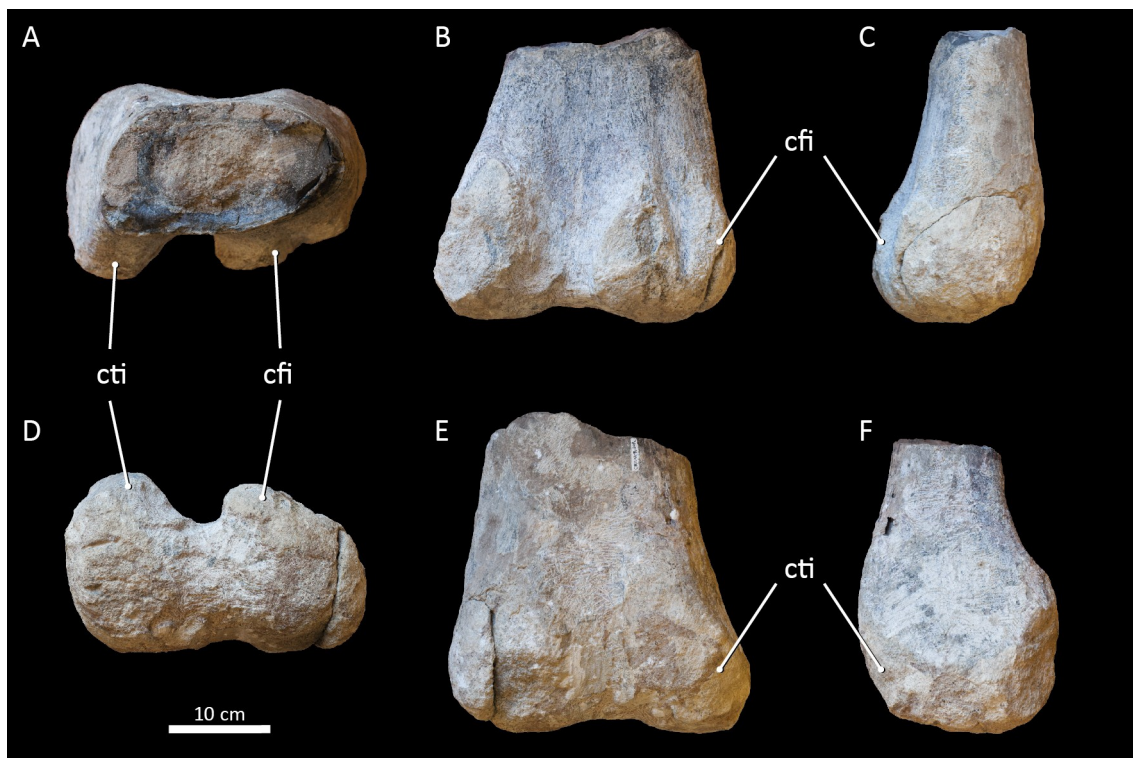


Fig. 4.10. Fémur derecho CRILAR-Pv 509c. **A.** Vista proximal. **B.** Vista posterior. **C.** Vista medial. **D.** Vista distal. **E.** Vista anterior. **F.** Vista lateral. Abreviaciones: cfi, cóndilo fibular; cti, cóndilo tibial.

do en dirección anteroposterior y ha perdido gran parte de la superficie ósea, dejando expuesto el hueso de aspecto esponjoso con grandes lagunas internas rellenas por minerales de origen diagenético (Fig. 4.11B). Estos espacios tienen una morfología similar a la observada en los centros vertebrales incompletos del espécimen CRILAR-Pv 518.

DISCUSIÓN

Consideraciones sobre el espécimen CRILAR-Pv 518

La vértebra CRILAR-Pv 518c, aunque incompleta, presenta una serie de características que permiten su comparación y demuestran similitud con las caudales medias de varios titanosaurios no saltosaurinos, tales como *Bonitasaura*, *Baurutitan*, *Trigonosaurus*, *Uberabatitan* y, en menor medida, *Aeolosaurus*. Salgado y Coria (1993) establecieron un criterio de segmentación para estudiar este último taxón, en el que identificaron relaciones de tamaño para evaluar y comparar la extensión de las prezigapófisis y la posición relativa de las postzigapófisis con las observaciones en otros taxa. Siguiendo este criterio, Filippi *et al.* (2013) ampliaron la muestra representativa incluyendo nuevo material. En la presente tesis se amplió la información previa incluyendo datos de distintas vertebrales de un mismo taxón (e.g. *Baurutitan*) y nuevos taxa (e.g. *Bonitasaura*). Los resultados obtenidos muestran que CRILAR-Pv 518c está en el grupo de vértebras con prezigapófisis menos proyectadas anteriormente, con una relación prácticamente idéntica a la observada en las caudales 10 y 11 de *Baurutitan*, pero también cerca-

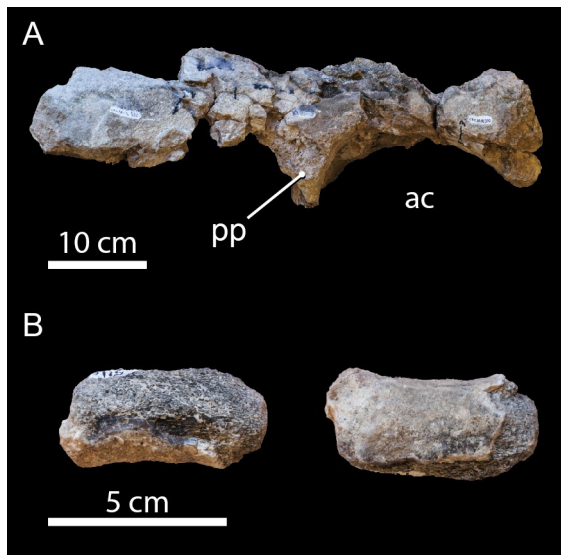


Fig. 4.11. Ilion izquierdo CRILAR-Pv 510 y vértebra caudal posterior CRILAR-Pv 511. **A.** Ilion en vista lateral. **B.** Vértebra en vista lateral. Abreviaciones: ac, acetábulo, pp, pedúnculo púbico.

na a MCa6 de *Bonitasaura* (Fig. 4.12). Asimismo también presenta relaciones similares a las observadas en las caudales 6 y 11 de *Baurutitan* y en MCa6 de *Bonitasaura*. Por el contrario, este grupo se aleja considerablemente de otros taxa como *Aeolosaurus rionegrinus* y *Aeolosaurus colhuehuapensis*, que poseen arcos neurales dirigidos más anterodorsalmente (Fig. 4.12). Las distintas comparaciones muestran una llamativa similitud entre CRILAR-Pv 518c y las caudales medias 9-12 de *Baurutitan*. En particular, el espécimen de La Rioja exhibe proporciones muy cercanas a la caudal 11 de *Baurutitan*, por lo que se infiere la misma posición dentro de la serie caudal. CRILAR-Pv 518c presenta un margen ventral del centro prácticamente plano, mientras que en *Baurutitan* es recurvado. Este carácter es hasta el momento el único que podría representar una diferencia entre las vértebras del individuo riojano y el brasileño.

Aunque está representado por escasos elementos del esqueleto axial, la marcada procelia de los cuerpos vertebrales en las caudales anteriores y medias permite asignar el espécimen CRILAR-Pv 518 a *Lithostrotia* (Upchurch *et al.*, 2004). En particular, la condición fuertemente procélica de las caudales medias de CRILAR-Pv 518, las diferencia claramente de formas basales de titanosaurios como *Andesaurus*, *Malarguesaurus* y *Mendozasaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991; González Riga, 2003a, 2003b; González Riga *et al.*, 2009), mientras que las acerca a formas más intermedias como *Epachthosaurus*, *Aeolosaurus* y *Baurutitan* (Powell, 1990; Kellner *et al.*, 2005; García y Salgado, 2013). Al igual que en este último, las vértebras de espécimen CRILAR-Pv 518 se diferencian de las de los titanosaurios saltasaurinos (e.g. *Saltasaurus*) por presentar centros vertebrales casi tan altos como anchos en lugar de comprimidos dorsoventralmente. Otro aspecto que diferencia a CRILAR-Pv 518 de Saltosaurinae es la disposición del borde anterodorsal de la espina neural, por delante del margen anterior de la postzigapófisis. Por lo tanto, el espécimen CRILAR-Pv 518 puede ser referido como un *Lithostrotia* (sensu Upchurch *et al.*, 2004) no saltasaurino ya que se diferencia tanto de formas basales de titanosaurios (e.g. *Andesaurus*) como de *Lithostrotia* más derivados (e.g. Saltosauridae). Además, el material representado muestra notables similitudes con *Baurutitan* y formas emparentadas (*Uberabatitan*, *Trigonosaurus*), sugiriendo relaciones más cercanas con las faunas del sur de Brasil.

Tabla 4.2: Datos empleados en la Fig. 4.12. Los valores corresponden a mediciones del largo relativo de la prezigapófisis y su posición respecto al centro vertebral en las caudales medias de saurópodos titanosaurios, basado en Salgado y Coria (1993) y Filippi *et al* (2013).

Taxón o espécimen	AD/BD	CD/BD	Referencias
CRILAR-Pv 518c	1.52	0.55	Esta tesis
<i>Baurutitan</i> (caudal 6)	1.73	0.53	Kellner <i>et al.</i> , 2005
<i>Baurutitan</i> (caudal 10)	1.55	0.64	Kellner <i>et al.</i> , 2005
<i>Baurutitan</i> (caudal 11)	1.44	0.54	Kellner <i>et al.</i> , 2005
<i>Petrobrasaurus</i>	1.67	0.74	Filippi <i>et al.</i> , 2011
<i>Aeolosaurus rionegrinus</i>	2.47	1.44	Powell, 2003
<i>Aeolosaurus colhuehuapensis</i>	2.21	1.22	Casal <i>et al.</i> , 2007
<i>Aeolosaurus</i> sp. MPCA 27174	1.91	0.95	Salgado y Coria, 1993
<i>Aeolosaurus maximus</i>	1.82	0.84	Santucci y Arruda-Campos, 2011
<i>Panamericansaurus schroederi</i>	1.87	1.06	Calvo y Porfiri, 2010
<i>Gondwanatitan faustoi</i>	1.97	0.84	Kellner y Azevedo, 1999
MAU-Pv-N-414	1.76	1.10	Filippi <i>et al.</i> , 2013
<i>Bonitasaura</i> (CM6)	1.34	0.57	Gallina <i>et al.</i> , 2015
BR 262	1.56	0.63	Esta tesis
<i>Trigonosaurus</i> (caudal 9)	1.96	0.94	Campos <i>et al.</i> , 2005
<i>Trigonosaurus</i> (caudal 12)	1.82	0.88	Campos <i>et al.</i> , 2005
<i>Trigonosaurus</i> (caudal 16)	1.76	0.71	Campos <i>et al.</i> , 2005

Consideraciones sobre el espécimen CRILAR-Pv 509

En cuanto a sus proporciones generales, el pubis del espécimen CRILAR-Pv 509 es alargado como en *Aeolosaurus* y *Uberabatitan* y su margen lateral es mucho menos curvado que en formas más derivadas de titanosaurios como *Neuquensaurus* y *Rocasaurus* (Salgado y Azpilicueta, 2000; Otero, 2010). Por otra parte, tanto la robustez y disposición de la cresta medial como el tamaño relativo del foramen obturador del pubis CRILAR-Pv 509b también se asemejan a la condición presente en *Uberabatitan*.

Por su parte, el extremo proximal de fémur CRILAR-Pv 509c es prácticamente idéntico al de *Aeolosaurus* (García y Salgado, 2013), aunque este último es algo más comprimido anteroposteriormente. También presenta notables similitudes con otros titanosaurios como *Bonitasaura* y, en menor medida, *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009). Entre las de mayor interés cabe mencionar el mayor tamaño del cóndilo tibial respecto del fibular y la disposición perpendicular de ambos cóndilos respecto del eje mayor del fémur. Estas dos características los apartan de los titanosaurios saltosaurinos, los cuales tienen fémures con un cóndilo fibular mucho más desarrollado y poseen superficies de articulación de los cóndilos orientadas dorsomedialmente respecto del eje mayor del fémur (Wilson y Carrano, 1999; Wilson, 2002; Otero, 2010).

En líneas generales, los elementos apendiculares del espécimen CRILAR-Pv 509 muestran nota-

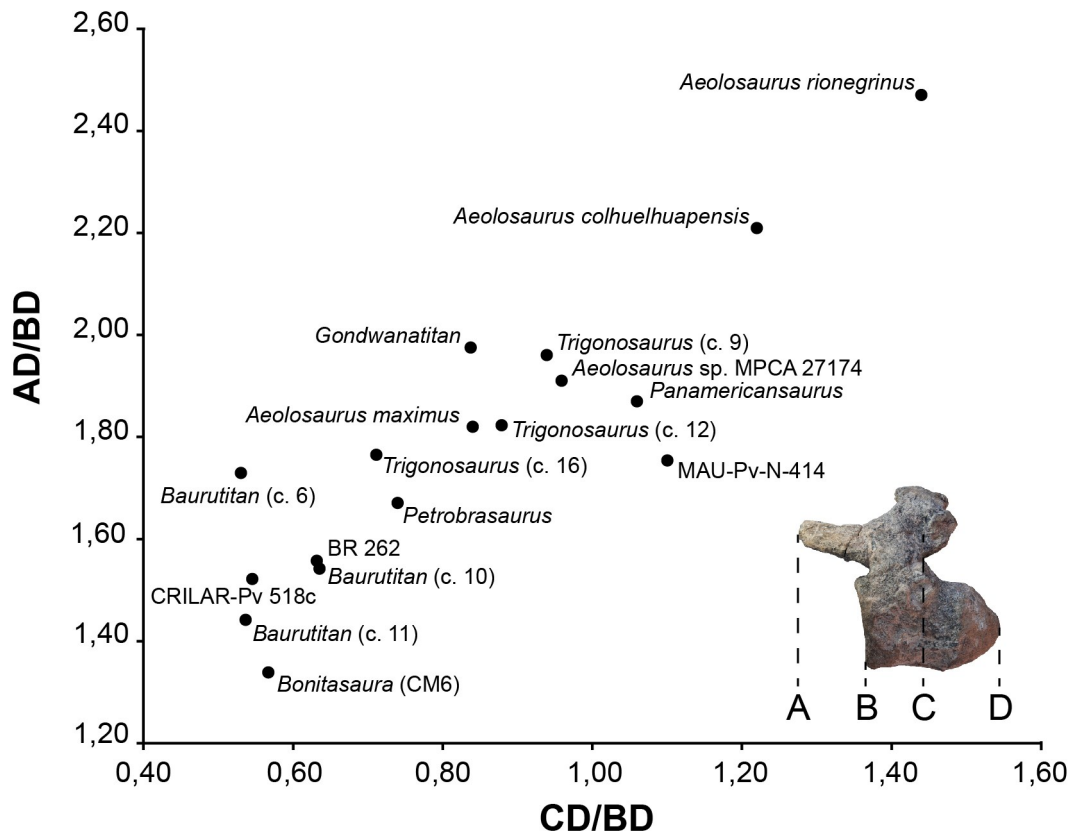


Fig. 4.12. Comparativa entre la posición relativa de la prezigapófisis y su largo relativo, en caudales medias de saurópodos titanosaurios sudamericanos. Los datos corresponden a la Tabla 4.2.

bles semejanzas con algunos *Lithostrotia* como *Aeolosaurus*, *Uberabatitan* y *Bonitasaura*. Sin embargo, la ulna es proporcionalmente menos robusta, el pubis es elongado y menos recurvado, mientras que el extremo distal del fémur, con superficies condilares perpendiculares respecto de su eje mayor, lo cual sugiere una posición filogenética dentro de *Lithostrotia* por fuera de *Saltasaurinae*. Por lo tanto, sobre la base de las comparaciones con otros *Titanosauria* se sugiere aquí que CRILAR-Pv 509 correspondería a un *Lithostrotia* no saltasaurino.

El espécimen CRILAR-Pv 509 es además el de mayor tamaño hallado hasta el momento en la Formación Los Llanos. Típicamente, las estimaciones de tamaño y masa corporal en dinosaurios saurópodos se realizan en base a la longitud del fémur o el diámetro de la diáfisis de los elementos del estílopodio (húmero y/o fémur; Anderson *et al.*, 1985; Sander *et al.*, 2011). Aunque no se cuente con la diáfisis completa de este hueso, tanto el tamaño de su extremo distal como el de los huesos completos hallados en asociación (i.e. ulna y pubis), es comparable con el de algunos titanosaurios de tamaño intermedio como *Aeolosaurus* y *Epachthosaurus*. En base a estas comparaciones, se sugiere aquí un tamaño aproximado de 15 m de longitud. Si esta estimación es correcta, CRILAR-Pv 509 sería el titanosaurio más grande conocido para el Cretácico del Noroeste Argentino.

Consideraciones sobre los especímenes CRILAR-Pv 510 y 511

Ambos materiales se hallan pobremente preservados. Sin embargo muestran algunas características que sugieren considerarlos también como titanosaurios. En el caso de la vértebra caudal, el centro, aunque incompleto, es 2,4 veces más largo que ancho. Los centros pequeños pero proporcionalmente largos se observan con frecuencia en las caudales distales de los titanosaurios. En cuanto al ilion, no presenta prácticamente ningún carácter que permita confirmar su asignación a Titanosauria, salvo su tamaño y robustez relativa. Entre los grupos de vertebrados hallados hasta el momento en la Formación Los Llanos y principalmente en la localidad de Tama, el tamaño del ilion sólo podría ser compatible con los titanosaurios y los terópodos abelisauridos (Fiorelli *et al.*, 2014). Sin embargo, el ilion CRILAR-Pv 510 carece de estructuras típicas de estos últimos, tales como la cresta supracetabular y el gancho ventral preacetabular. Además, el ilion está posteriormente dirigido hacia abajo, mientras que en los abelisauridos es horizontal (Bonaparte, 1985; Accarie *et al.*, 1995; Coria *et al.*, 2002; Carrano, 2007; Canale *et al.*, 2009). El ilion también presenta características observables en los titanosaurios, y ausentes en abelisauridos, tales como la expansión lateral del proceso anterior -o cresta preacetabular- y la extensa y continua unión entre el pedúnculo púbico y la cresta preacetabular. Aunque este espécimen no presente caracteres sinapomórficos de Titanosauria, el criterio de parsimonia sugiere que CRILAR-Pv 510 sería asignable a este grupo de saurópodos.

CONCLUSIONES

- El espécimen CRILAR-Pv 518 (9 vértebras caudales) puede ser identificado como un *Lithostrotia* no saltasaurino, ya que presenta centros vertebrales fuertemente procélicos en caudales anteriores y medias, un carácter sinapomórfico de *Lithostrotia* (Upchurch *et al.*, 2004), pero además los centros son casi tan altos como anchos en lugar de comprimidos dorsoventralmente, como ocurre típicamente en los Saltasaurinae.
- La información provista por escasos los elementos apendiculares del espécimen CRILAR-Pv 509 sugieren considerar también este espécimen como un *Lithostrotia* no saltasaurino, ya que presenta notables similitudes con *Aeolosaurus*, *Uberabatitan* y *Bonitasaura*, e.g. pubis elongado y poco recurvado, mientras que difiere de los Saltasaurinae, e.g. superficies condilares del extremo distal del fémur perpendiculares respecto al eje mayor del fémur en lugar de biseladas.
- Los restos CRILAR-Pv 510 y 511 son fragmentarios y poco diagnósticos, sin embargo, la procelia del pequeño cuerpo vertebral de la caudal CRILAR-Pv 510 sugiere una pertenencia a Titanosauria. Considerando los taxa representados en la Formación Los Llanos, el ilion CRILAR-Pv 511 presenta un tamaño relativo y una serie de caracteres tales como la expansión lateral del proceso anterior -o cresta preacetabular- y la extensa y continua unión entre el pedúnculo púbico y la cresta preacetabular, que solo podrían ser consistentes con la morfología de los Titanosauria.
- En cuanto a su diversidad, el carácter fragmentario de todos los especímenes impide una comparación entre individuos, por lo tanto no existen razones para inferir la presencia de más de un taxón en la localidad de Tama.

CAPÍTULO V.

SITIOS DE NIDIFICACIÓN DE DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

INTRODUCCIÓN

Los saurópodos titanosaurios acudieron con cierta periodicidad a depositar sus huevos en grandes áreas de nidificación comunal. Esta afirmación es una de las pocas sobre las que existe un consenso generalizado dentro de la comunidad paleontológica en cuanto al estudio de su comportamiento reproductivo. Y es que otros aspectos más específicos tales como su adaptación a distintos ambientes de nidificación siguen siendo objeto de controversia (e.g. Deeming, 2006; Grellet-Tinner *et al.*, 2006; Jackson *et al.*, 2008; Vila *et al.*, 2010c). Recientemente se ha propuesto que los titanosaurios alcanzaron una distribución mundial previa a los múltiples fenómenos de rifting que ocurrieron durante el Cretácico y que la evolución de sus distintos subclados siguió justamente los patrones de fragmentación continental a lo largo de este período (Gorscak y O'Connor, 2016). En este contexto de diversificación y dispersión exitosa de los Titanosauria en todas las masas de tierra, incluyendo Antártida, cabe

preguntarse si sus estrategias de nidificación tuvieron o no un rol fundamental en su éxito evolutivo.

En Sudamérica, particularmente, se ha reportado una cantidad notable de hallazgos de huevos y cáscaras de huevo de posibles titanosaurios en diversas localidades fosilíferas de Argentina, Uruguay, Brasil y Perú (Tabla 5.1). De todas ellas, sólo Auca Mahuevo, un sitio de nidificación hallado en la provincia de Neuquén, Argentina, proporciona evidencias directas para su asignación a Titanosauria (Chiappe *et al.*, 1998). En este sitio extraordinario se hallaron centenares de huevos contenidos en cuatro niveles oológicos superpuestos, en exposiciones de la Formación Anacleto, de edad Campaniana (Cretácico Superior). Algunos de esos huevos (provenientes del nivel oológico #3) contienen huesos y/o tejidos blandos embrionarios finamente preservados por matas bacterianas, que proporcionaron la primera evidencia directa de la correspondencia entre huevos megaloolitidos y saurópodos titanosaurios (Chiappe *et al.*, 1998, 2001; Grellet-Tinner *et al.*, 2004; Grellet-Tinner, 2005). Años más tarde, Grellet-Tinner y Zaher (Grellet-Tinner y Zaher, 2007) reconocieron similitudes entre el material neuquino y los restos de huevos y cáscaras hallados en la localidad cretácica de Peirópolis, en el sur de Brasil. Sobre la base de estas comparaciones, los autores sugirieron que los materiales de ambos sitios podrían haber pertenecido a titanosaurios cercanamente emparentados. Este aspecto es muy interesante desde el punto de vista paleobiogeográfico, ya que recuerda las notorias relaciones faunísticas que vinculan a las unidades cretácicas de Patagonia con las del sur de Brasil. En consonancia con lo expuesto en el capítulo anterior, el registro oológico de la Formación Los Llanos, en La Rioja, ofrece una buena oportunidad para entender las relaciones paleobiogeográficas de los titanosaurios sudamericanos durante el Cretácico Tardío, un período durante el cual grandes áreas del continente fueron inundadas por mares epíricos.

El sitio de nidificación del Parque Geológico Sanagasta (Fig. 5.1) constituye el primer reporte de huevos de dinosaurios no avianos en la provincia de La Rioja. Además, representa la primera, pero no única (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a, 2012b; Hechenleitner *et al.*, 2015a) referencia en el registro fósil de dinosaurios que desarrollaron su estrategia de nidificación de manera sincrónica con actividad geotérmica (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012). La sincronía entre la nidificación e hidrotermalismo llevaron a Grellet-Tinner y Fiorelli (2010) a proponer que las cáscaras sorprendentemente gruesas de los huevos hallados en Sanagasta, constituyen una adaptación para soportar las severas condiciones del ambiente hidrotermal durante su incubación dentro del sustrato.

Desde el punto de vista paleobiológico Grellet-Tinner *et al.* (2012a) realizaron una extensa comparación de las cáscaras de huevo de Sanagasta con las de otros saurópodos del Cretácico de Argentina. La revisión se centró en la estimación de la conductancia de vapor de agua (G_{H_2O}) de estas cáscaras y su significado en relación con las estrategias de nidificación. La difusión de gases en las cáscaras de huevo, que se produce a través de los poros, se puede cuantificar mediante el cálculo de la G_{H_2O} (Seymour, 1979). En el caso de las aves y otros reptiles actuales este valor se obtiene midiendo la pérdida de agua a través de la cáscara en un gradiente de vapor conocido (Ar *et al.*, 1974). En los huevos fósiles este valor no puede ser medido directamente pero puede ser estimado en función del espesor de la cáscara y de la geometría del sistema de canales de poro. De este modo estos parámetros morfo-

Tabla 5.1 : Sitios con huevos y/o cáscaras de Sauropoda en Sudamérica

País	Región	Localidad	Formación	Edad - Piso	Posición filogenética	Referencias
Argentina	Chubut	Huanimán	Cerro Barcino	Aptiano-Albiano	Titanosauriformes	Argañaraz <i>et al.</i> , 2013
	Entre Ríos	Ita-i-cora	Puerto Yaruá	Cretácico	Titanosauria?	de Valais <i>et al.</i> , 2003; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012
	La Rioja	Sanagasta	Los Llanos	Hauteriviano?-Cenomaniano?	Titanosauria	Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012; Hechenleitner <i>et al.</i> , 2016
		Tama	Los Llanos	Campaniano	Titanosauria	Hechenleitner <i>et al.</i> , 2015; 2016
	Neuquén	Auca Mahuevo	Anacleto	Campaniano	Nemegtosauria	Chiappe <i>et al.</i> , 1998; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2004; 2012; Garrido, 2010
	Río Negro	Bajo de Santa Rosa-Salinas de Trapalcó	Allen	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria?	Simón, 2006; Salgado <i>et al.</i> , 2007; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012
		Salitral Ojo de Agua, Salitral Moreno	Allen	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria?	Simón, 2006; Salgado <i>et al.</i> , 2007; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012
Perú	Salta	Yaminué	Allen	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria?	Manera de Bianco, 1996; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012
	Bagua	Fundo El Triunfo (Bagua)	Los Blanquitos	Coniaciano? - Campaniano	Titanosauria?	Powell, 1993, 1994, 1998; Marquillas <i>et al.</i> , 2005; Becker <i>et al.</i> , 2015
	Laguna Umayo	Laguna Umayo	Bagua	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria?	Vianey-Liaud <i>et al.</i> , 1997; Mournier <i>et al.</i> , 1988
Uruguay	Soriano	Palmitas	Muñani	Cretácico Superior?	Titanosauria?	Vianey-Liaud <i>et al.</i> , 1997; Sigé <i>et al.</i> , 2004
	Río Negro	Algorta	Mercedes	Campaniano - Maastrichtiano	?	Faccio <i>et al.</i> , 1990; Faccio, 1994; Soto <i>et al.</i> , 2011a
	Paysandú	Forestal Caja Banca-Quarry	Mercedes	Campaniano - Maastrichtiano	?	Faccio, 1994; Soto <i>et al.</i> , 2011a
	Paysandú	El Quebracho	Mercedes	Campaniano - Maastrichtiano	?	Alonso-Zarza <i>et al.</i> , 2011; Soto <i>et al.</i> , 2011a
	Minas Gerais	Peirópolis	Guichón	Cretácico Superior	?	Soto <i>et al.</i> , 2011b
Brasil			Marília	Campaniano?	Titanosauria	Grellet-Tinner y Zaher, 2007

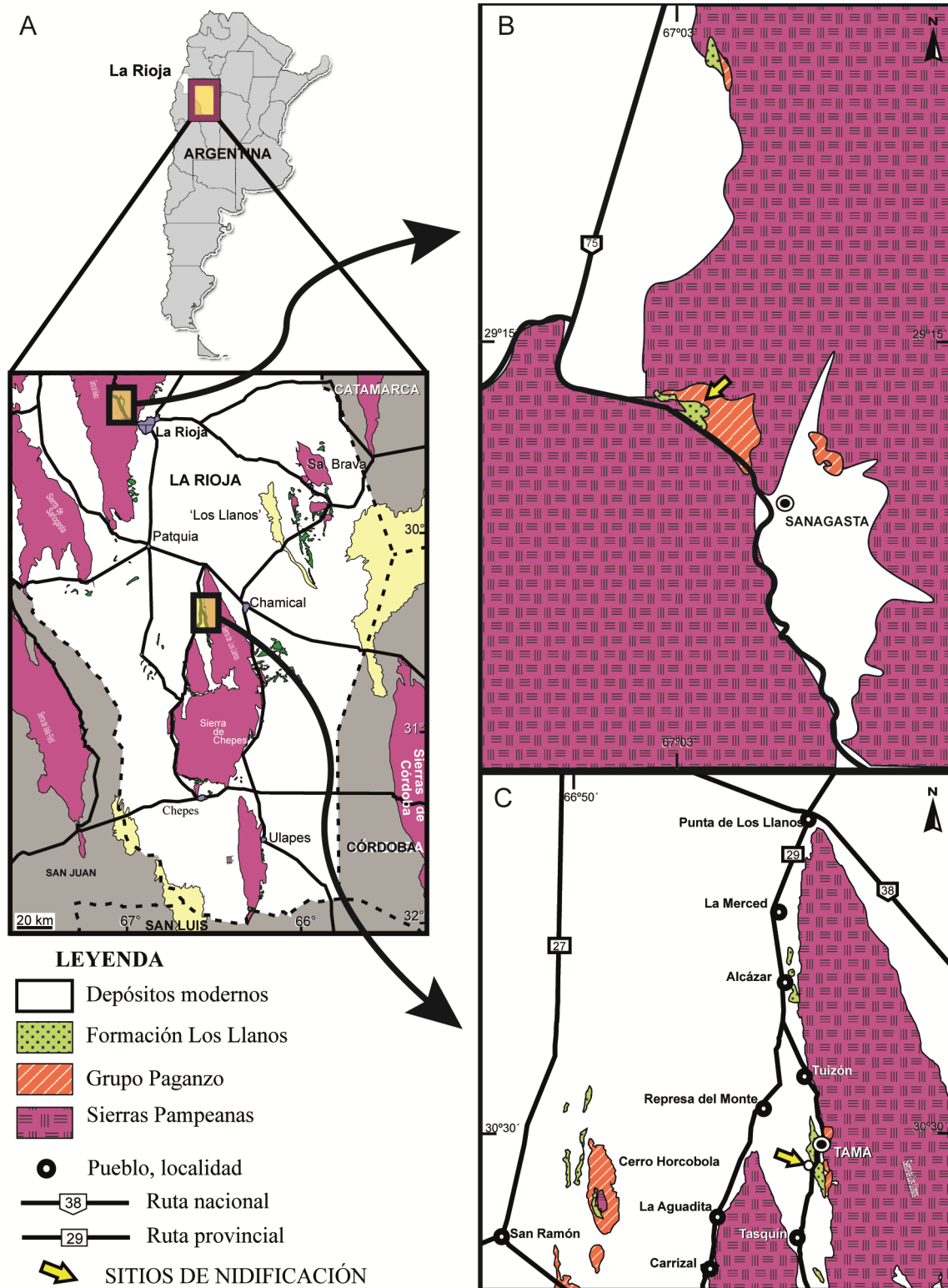


Fig. 5.1. Ubicación geográfica de los sitios con huevos de Titanosauria en La Rioja, Argentina. **A.** Ubicación geográfica. **B.** Detalle del Parque Geológico Sanagasta. **C.** Detalle de la localidad de Tama. Tomado de Hechenleitner *et al.* (2016b).

lógicos constituyen un *proxy* valioso para evaluar el contenido de humedad y el microambiente de los nidos de dinosaurios (Seymour, 1979; Seymour y Ackerman, 1980) e hipotetizar sobre sus estrategias de nidificación (Ar *et al.*, 1974; Seymour, 1979; Birchard y Kilgore, 1980; Seymour *et al.*, 1987; Grellet-

Tinner *et al.*, 2004, 2012a; Deeming, 2006). Grellet-Tinner *et al.* (2012a) estimaron para los huevos de Sanagasta, más de 482000 poros por huevo y una G_{H_2O} total de $c.2850 \text{ mg Torr}^{-1} \text{ día}^{-1}$. En base a estos valores, los autores pudieron inferir condiciones de incubación en un microambiente con alta humedad relativa, lo que proporciona un sustento adicional a la hipótesis que vincula al llamativo espesor de las cáscaras de Sanagasta con su ocurrencia en el contexto de un paleoambiente hidrotermal. La fuerte evidencia empírica sobre la erosión química de las cáscaras de Sanagasta condujo a los autores a sugerir que fue producida por los fluidos porales del ambiente hidrotermal. Como la permeabilidad de la cáscara depende de la relación de equilibrio entre su propio espesor y la geometría del sistema de canales de poro, es necesario que este último factor sea medido con precisión, de modo que luego permita establecer si el adelgazamiento de la cáscara podría o no haber comprometido la supervivencia del huevo desde el punto de vista fisiológico. Sin embargo, existen limitaciones metodológicas que dificultan la medición y modelado del sistema complejo de poros de estas cáscaras, que llegan a superar los 7 mm de espesor. Tal limitación se basa en gran medida en el uso de secciones delgadas, una metodología antigua pero frecuentemente utilizada hasta el día de hoy (Jackson *et al.*, 2008; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a; Fernández, 2016). En comparación con los detalles anatómicos finos que poseen las cáscaras de huevo, el carácter destructivo de esta técnica obstaculiza en gran medida la comprensión de la morfología tridimensional de las mismas porque requiere secciones gruesas de una muestra. Por lo tanto, pese a que existe evidencia empírica de la erosión química de las cáscaras de Sanagasta, las dificultades metodológicas han impedido hasta el momento cuantificar la difusión de gases a través de las mismas y, sobre esta base estimar su impacto a nivel fisiológico.

El sitio de nidificación de Sanagasta, con peculiaridades que lo hacen trascendente para estudios paleobiológicos, aunque restringido a una pequeña localidad de la Formación Los Llanos renovó el interés por la prospección de otras localidades en las que aflora dicha unidad. Cabe recordar, además, que hasta entonces se asumía como Miocena (Ezpeleta *et al.*, 2006; Dávila *et al.*, 2007). En el caso particular de Tama, localidad ubicada a menos de 250 km de Sanagasta (Fig. 5.1) y en la que se descubrieron restos óseos de saurópodos titanosaurios (ver Capítulo IV; Fiorelli *et al.*, 2011b; Hechenleitner *et al.*, 2014a), los esfuerzos reiterados de prospección entre los años 2012 y 2013 no condujeron a hallazgos que permitan la comparación paleontológica entre esta localidad y Sanagasta. El hallazgo reciente de un nuevo sitio de nidificación en niveles de paleosuelos en Tama acortó la brecha debida a la ausencia material oológico en Tama y de restos óseos identificables en Sanagasta. Más aún, los huevos hallados en Tama, al encontrarse en un contexto sedimentario distinto al de Sanagasta, generan una serie de interrogantes sobre la evolución del comportamiento reproductivo y las estrategias de nidificación empleadas por los titanosaurios en La Rioja durante el Cretácico.

Objetivos específicos

Dada esta disparidad en la información disponible entre ambos sitios, y para poder realizar un análisis comparativo correcto entre ambos sitios de nidificación, se plantearon los siguientes objetivos

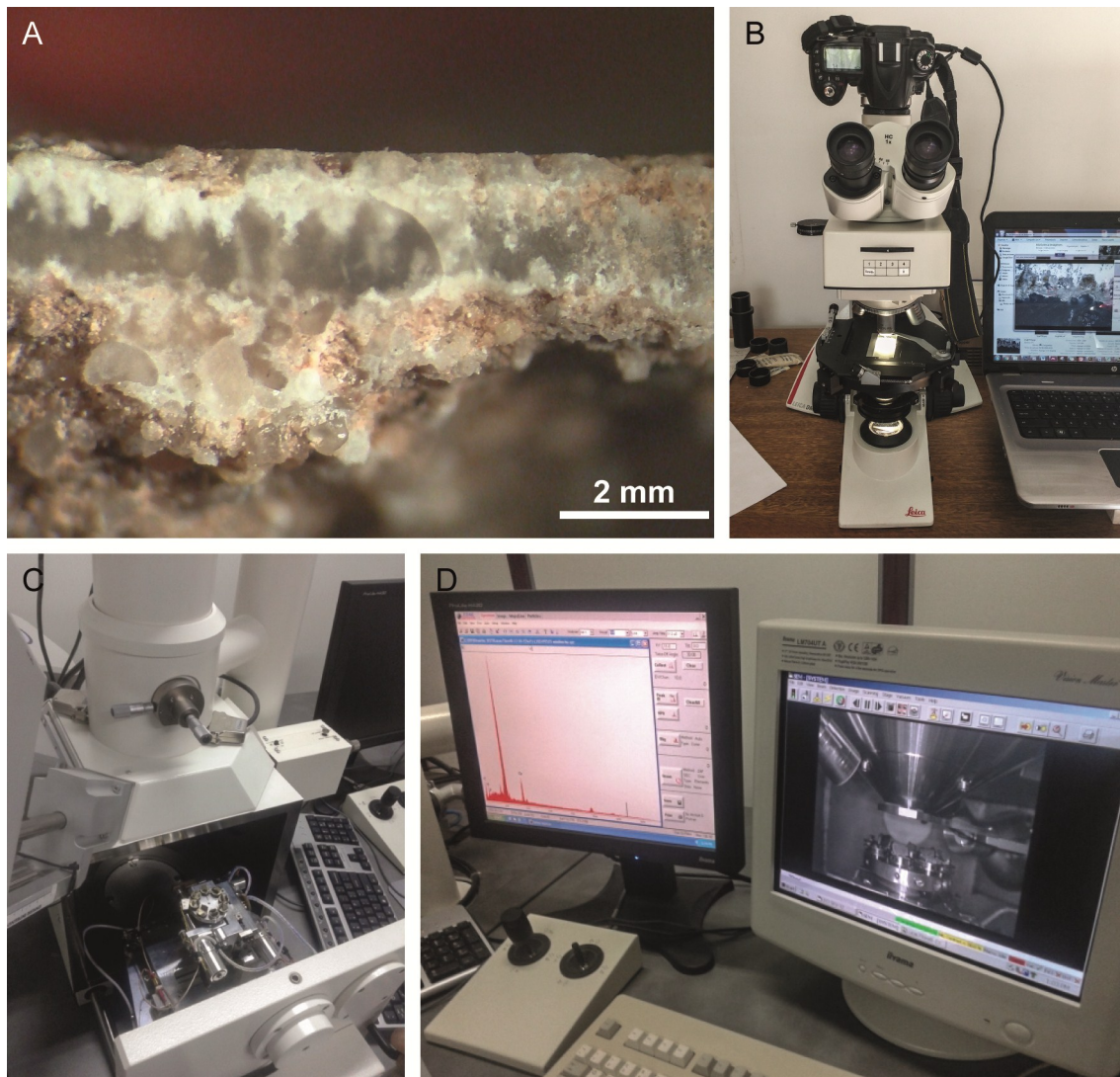


Fig. 5.2. Métodos empleados en la visualización con microscopía óptica y electrónica. **A.** Cáscara de huevo pulida para realizar una lámina delgada. **B.** Adaptación de cámara réflex digital al microscopio petrográfico. **C.** Muestras de cáscara metalizadas introducidas en la cámara de vacío del MEB. **D.** Análisis EDS (izquierda) y visualización de las muestras en el interior de la cámara de vacío del MEB.

específicos:

Objetivo 1: Estimar el volumen de los huevos de Sanagasta y reconstruir en 3D la microestructura de sus cáscaras a través de tomografías computadas.

Hipótesis de trabajo 1: las estimaciones de volumen de los huevos y estructura de las cáscaras de Sanagasta han sido sobresimplificadas. El aumento de espesor de la cáscara estuvo acompañado por una complejización en el sistema de canales de poro. De modo análogo a las aves megápodos actuales, la G_{H_2O} de las cáscaras de los huevos de Sanagasta no era constante a lo largo del proceso de incubación.

Objetivo 2: Analizar e interpretar el impacto fisiológico la disminución en el espesor de las cáscaras y la variación de la estructura del sistema de canales de poro durante el proceso de incubación.

Hipótesis de trabajo 2: La variación morfológica del sistema de canales de poro observado en las cáscaras

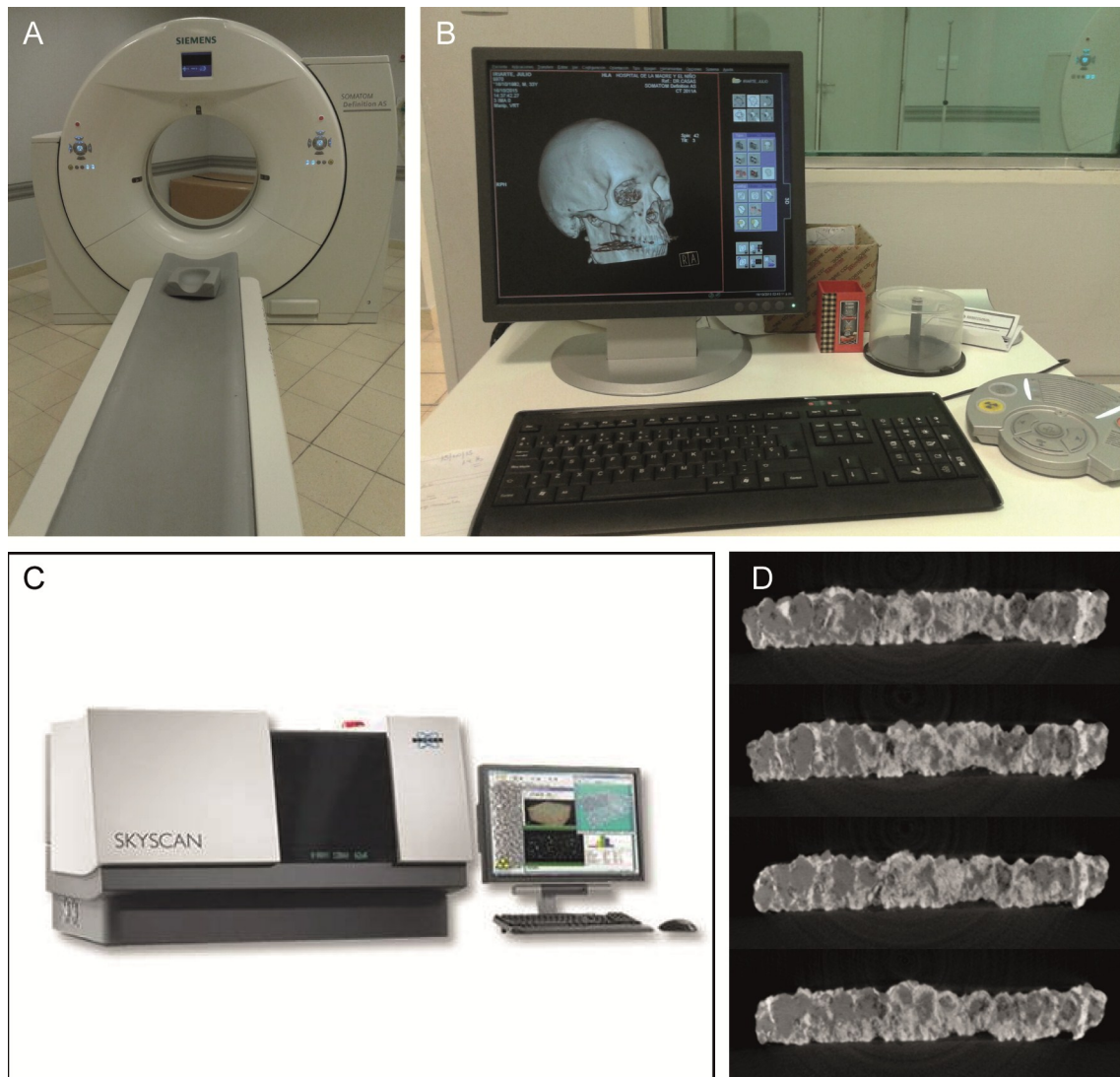


Fig. 5.3. Métodos empleados en la visualización con tomografía computada. **A-B.** Obtención de imágenes con tomógrafo clínico multislicer Siemens® Somatom Definition AS de 64 detectores de imagen. **C.** Equipo de microtomografía computada (micro-CT) Bruker® SkyScan1173 (tomado de www.bruker.com). **D.** Secciones radiales de una cáscara del sitio de nidificación de Tama, generadas a partir del análisis con el equipo de micro-CT.

ras de Sanagasta permitió una disminución en el espesor de las cáscaras, como una adaptación al hidrotermalismo, sin una pérdida importante de la capacidad de la difusión de los gases durante la incubación.

Objetivo 3: Caracterizar paleontológicamente el sitio de nidificación de Tama, asignar taxonómicamente el material oológico e identificar posibles estrategias de nidificación.

Hipótesis de trabajo 3: el sitio de nidificación de Tama es comparable, en cuanto a composición taxonómica y estrategias reproductivas, al sitio de nidificación de Sanagasta.

MÉTODOS

Secciones delgadas

La caracterización general de las cáscaras y la identificación de alteraciones diagenéticas fue realizada en primera instancia a partir de cortes delgados en sección radial (Fig. 5.2A). Los mismos fueron realizados por los técnicos Sergio de la Vega y Carlos Bustamante en el Laboratorio de Petrología del CRILAR, utilizando una cortadora de precisión Buehler PetroThin (<http://www.buehler.com>). Los cortes varían en espesor entre 80 y 30 μm , dependiendo del su estado de conservación del fósil y su resistencia a la abrasión. En algunos casos varias cáscaras fueron incluidas en tacos de masilla epoxi para facilitar la manipulación durante el corte de la muestra. Los cortes fueron observados utilizando luz transmitida (normal y polarizada) y aumentos de 4x, 10x y 40x con un microscopio petrográfico Leica DM 2500P. Las imágenes de los cortes se obtuvieron con una cámara réflex digital montada (mediante adaptación especial) al ocular vertical del microscopio petrográfico (Fig. 5.2B). Previo a la ejecución de las secciones delgadas se utilizó una lupa binocular Leica M 420 para identificar zonas de interés en las distintas muestras de cáscara.

Microscopía electrónica de barrido (MEB)

Los análisis basados en MEB y la preparación de muestras de cáscara de huevo se hicieron siguiendo la metodología descrita por Grellet-Tinner (2006). Para las observaciones se utilizó un microscopio electrónico de barrido LEO® 1450VP (Fig. 5.2C), perteneciente al Laboratorio de Microscopía Electrónica y Microanálisis de la Universidad Nacional de San Luis (San Luis, Argentina).

Tomografía computada

Las reconstrucciones tridimensionales se realizaron con el software de código abierto 3D Slicer® (ver. 4.1.1) y con Avizo Fire (VSG | FEI Visualization Sciences Group), mientras que las representaciones se realizaron con el software Rhinoceros®.

Tomografía clínica

Un tomógrafo multislicer Siemens® Somatom Definition AS de 64 detectores de imagen adquirió las imágenes de tomografía computada en el Laboratorio de Diagnóstico por Imágenes del Hospital de la Madre y el Niño, La Rioja, Argentina (Fig. 5.3A-B).

Micro-tomografía computada de alta resolución (micro-CT)

Dos laboratorios especializados de Argentina y Australia proporcionaron el equipamiento para realizar la adquisición de imágenes de alta resolución de las cáscaras de huevo de Sanagasta y Tama.



Fig. 5.4. Acumulación de huevos expuesta *in situ* en el Parque Geológico Sanagasta, La Rioja. Tomado de Hechenleitner *et al* (2014).

Las cáscaras de Sanagasta fueron escaneadas en el Australian Centre for Microscopy and Microanalysis, de la University of Sydney (New South Wales, Australia). Allí se utilizó un equipo Xradia® MicroXCT-400, que operó a 55-60 kV y 127-133 mA. Las muestras de cáscaras se montaron en poliestireno de baja densidad para evitar el movimiento durante su rotación de 360° con proyecciones recogidas a intervalos regulares de 0,2°. Para lograr imágenes con una resolución de 20,3 μm por voxel se utilizó magnificación geométrica y de objetivo.

Las cáscaras de Tama fueron escaneadas en el Laboratorio de rayos-x de YPF-Tecnología (Buenos Aires, Argentina). Se utilizó un equipo Bruker® SkyScan1173 (Fig. 5.3) que operó a 100 kV y 60 mA. Las proyecciones fueron recogidas a intervalos regulares de 0,12°. Con esta configuración se obtuvieron imágenes con una resolución de 20,01 μm por voxel, prácticamente igual a la de Sanagasta.

Luego de la tomografía se realizó un filtrado no lineal del conjunto de datos para reducir el ruido de las imágenes. A continuación, con las funciones de recorte incorporadas en el software, se segmentó el sistema de canales de poro de las cáscaras. El volumen de poros en las muestras se calculó luego de asignar cada voxel a un poro, a la cáscara o al exterior (aire), dependiendo de la atenuación del haz de rayos-x.

Conductancia de vapor de agua en las cáscaras de huevo de Sanagasta

Para el cálculo volumétrico del sistema de canales de poro de los huevos de Sanagasta se utilizó

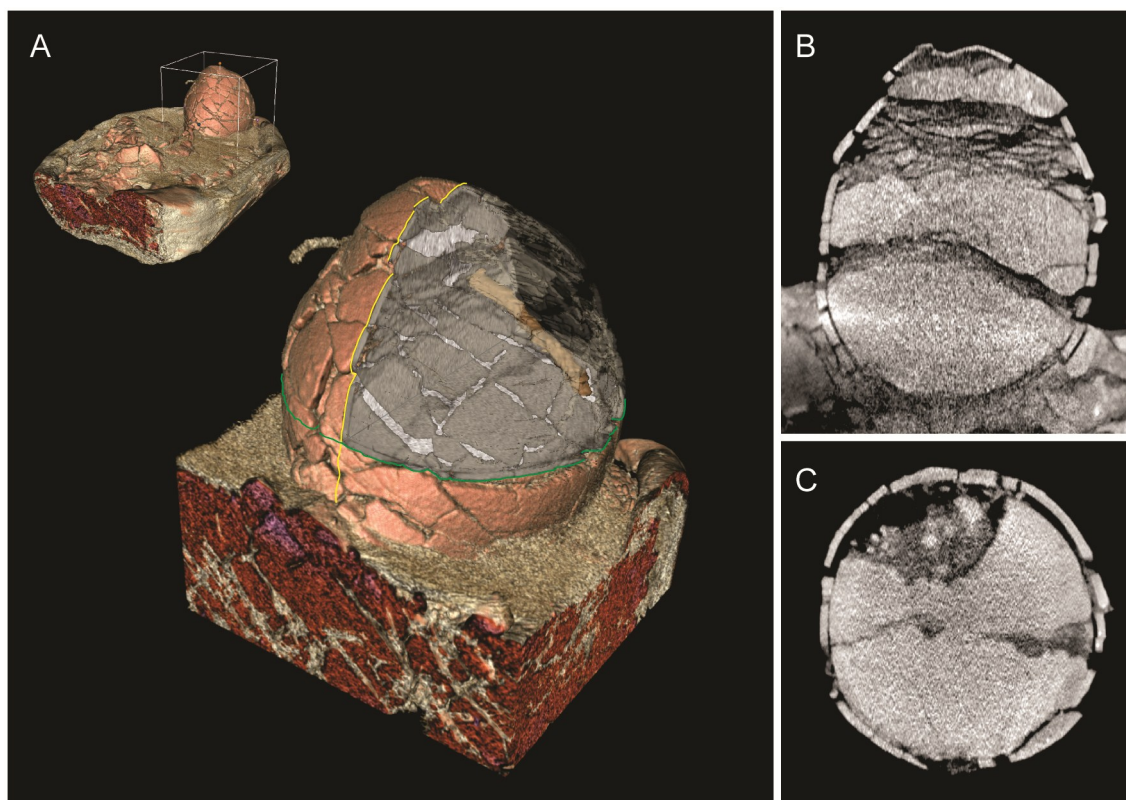


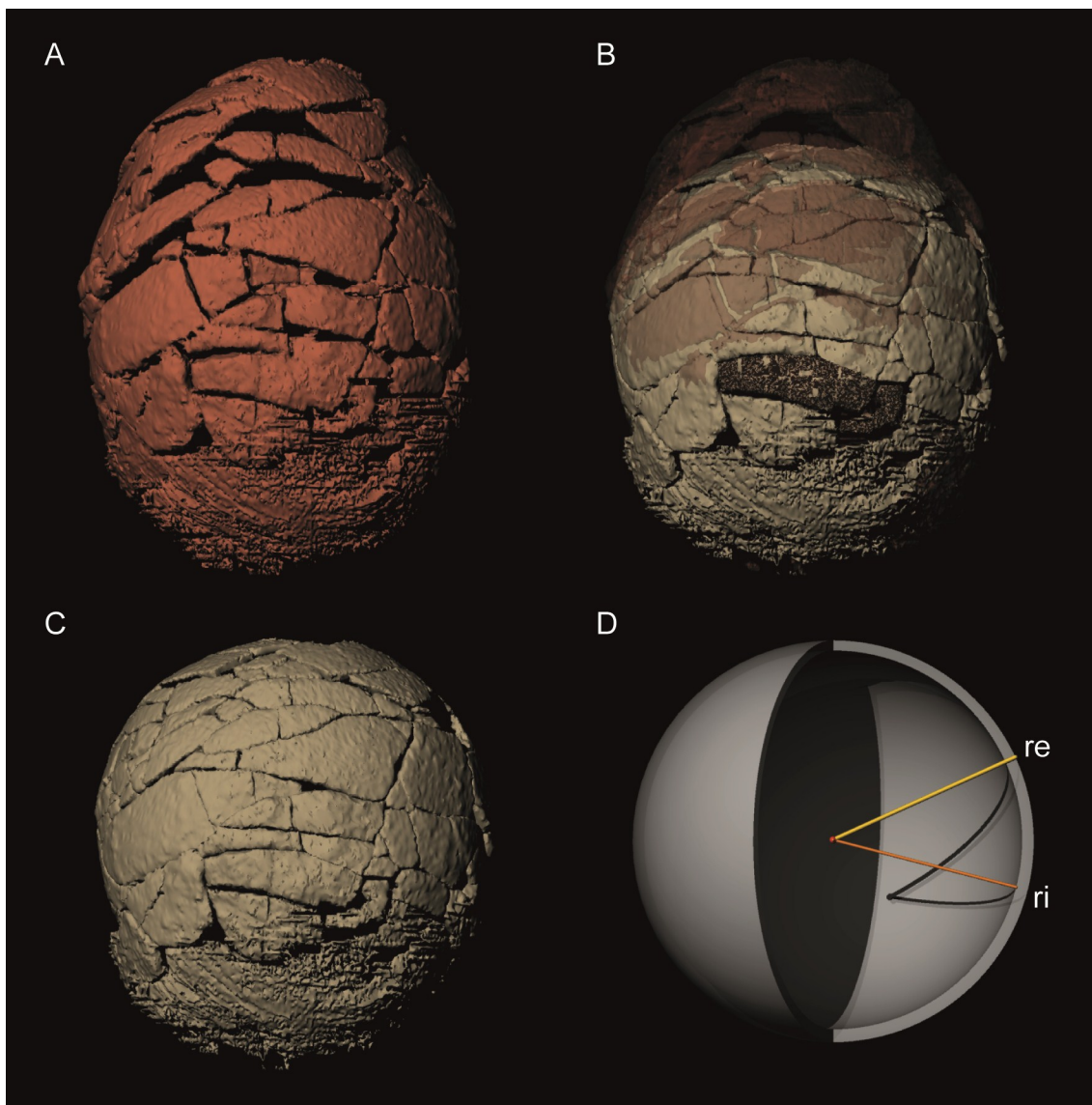
Fig. 5.5. Reconstrucción tridimensional del espécimen CRILAR-Pv 400 SA-C6-e1. **A.** Vista general y detalle del hemisferio superior del huevo, el cual es atravesado por una raíz. **B.** Sección radial del huevo coincidente con el eje polar del mismo. Nótese la presencia de grietas subhorizontales (paralelas al plano de estratificación) en el relleno sedimentario del huevo. **C.** Sección del huevo a la altura del plano ecuatorial.

una sección de $44,1 \text{ mm}^2$ de una cáscara de huevo bien preservada de $5,6 \text{ mm}$ de espesor. La muestra se dividió en 275 secciones tangenciales, debido a que el espesor de un voxel mide $20,3 \text{ }\mu\text{m}$. Este pequeño tamaño de muestra hace que el efecto de curvatura de la cáscara sea mínimo. El mismo fue corregido también durante la segmentación del sistema de canales de poro. En todos los cálculos de conductancia la longitud de los poros (L_s) se consideró igual al espesor de la cáscara. Para permitir la comparación de los resultados obtenidos con estudios anteriores, la conductancia de las cáscaras de huevo de Sanagasta se calculó a partir la fórmula más ampliamente utilizada (Paganelli, 1980; Ar y Rahn, 1985; Deeming, 2006; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a):

$$G_{H_2O} = Ap / (0.478 \cdot L_s)$$

donde Ap es el área total de poros del huevo (mm^2), L_s la longitud de los poros (mm) y la constante de la fórmula corresponde a una temperatura de incubación de $25 \text{ }^\circ\text{C}$. Aunque se sospecha que la temperatura de incubación real en Sanagasta estaba por encima de los $25 \text{ }^\circ\text{C}$, este valor es ampliamente utilizado en la literatura (Ar *et al.*, 1974; Birchard y Kilgore, 1980; Ar y Rahn, 1985; Simkiss, 1986; Seymour *et al.*, 1987; Tøien *et al.*, 1987, 1988; Deeming, 2006; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a; Tanaka *et al.*, 2015). Por lo tanto, este valor permite una comparación adicional con huevos y cáscaras de huevo de dinosaurios actuales (aves) y extintos.

Los resultados se obtuvieron utilizando sólo el valor de Ap del segmento tangencial más externo para cada espesor (por ejemplo $147,8 \text{ cm}^2/\text{huevo}$ a 1 mm de espesor). Teniendo en cuenta la so-

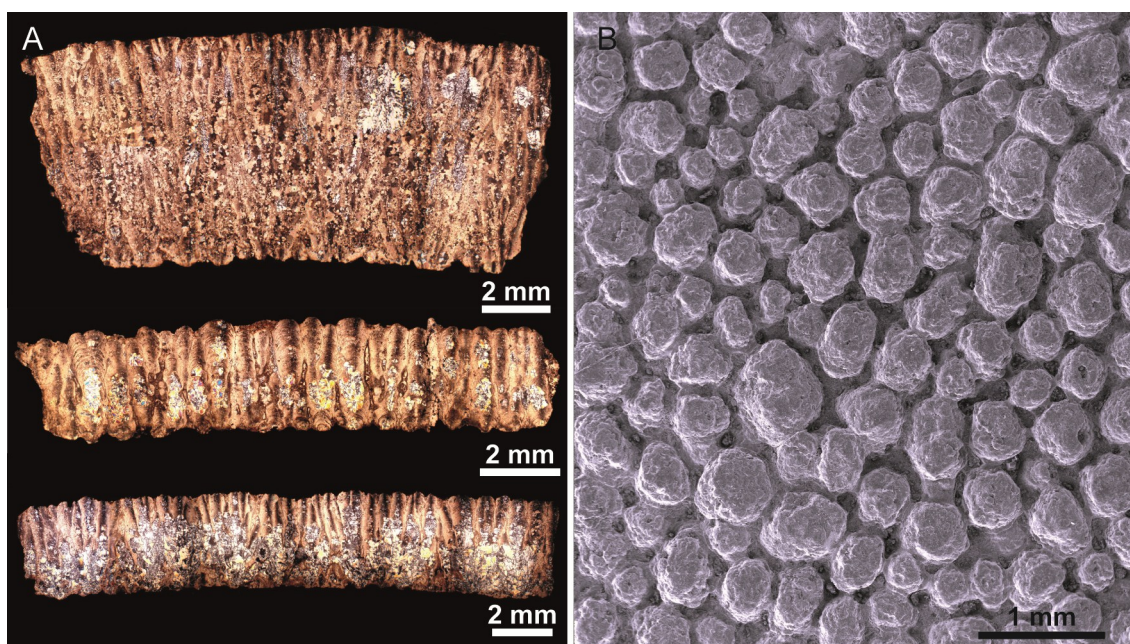


5.6. Reconstrucción tridimensional del huevo CRILAR-Pv 400 SA-C6-e1. **A.** Reconstrucción con las cáscaras en posición original. **B.** Reconstrucciones combinadas donde se observa la diferencia entre posición original y ajustada de las cáscaras. **C.** Reconstrucción con las cáscaras ubicadas en su posición correcta (previa a la alteración producida por el sedimento circundante). **D.** Medidas obtenidas para el cálculo de diámetro y volumen del huevo. Abreviaciones: re, radio externo (incluye el espesor de la cáscara); ri, radio interno (medido hasta la superficie interna de la cáscara).

Resimplificación de estos cálculos, los datos volumétricos también se utilizaron para evaluar la resistencia a la difusión de las aperturas interiores de los poros (en base a la ley de la Stefan) y de cada uno de los 275 segmentos de la cáscara (en base a la primera ley de Fick). Posteriormente, los valores de G_{H_2O} de cada segmento se derivaron de acuerdo a la metodología empleada por Tøien *et al* (1988).

RESULTADOS

Sanagasta



5.7. Cáscaras de huevo de Sanagasta. **A.** Secciones radiales vistas con microscopio petrográfico. Tomado de Grellet-Tinner *et al* (2012). **B.** Superficie externa de la cáscara mostrando el empaquetamiento de los nódulos de la ornamentación. Imagen obtenida con MEB.

Generalidades

Este sitio ha sido cautelosamente clasificado como un sitio de nidificación de neosaurópodos (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a), a pesar de que otros autores han referido previamente huevos con morfología similar a los hallados en Sanagasta como titanosaurios (De Valais *et al.*, 2003; Simón, 2006). Como se expresara anteriormente, este sitio de nidificación representa el primer caso reportado de dinosaurios no avianos que nidificaron en un ambiente hidrotermal (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010).

Hasta el momento se han identificado más de 90 acumulaciones de huevos en las exposiciones de la Formación Los Llanos en el valle de Sanagasta (Tauber, 2007; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012). Muchas de ellas fueron descubiertas regularmente ubicadas cerca de estructuras hidrotermales preservadas en un sedimento incrustado por estructuras de origen pedogénico (Fiorelli *et al.*, 2012). Algunas de estas acumulaciones (e.g. Fig. 5.4) contienen hasta 30 huevos, agrupados en forma compacta y en dos capas superpuestas, donde la capa superior contiene una mayor cantidad de huevos. Este arreglo tridimensional sugiere que los huevos fueron depositados en nidos excavados, cerca de orificios de ventilación, piletas termales y geiseres. Sin embargo, no se ha identificado estructura sedimentaria alguna que permita confirmar la presencia de un nido (ver Capítulo VI para una discusión extensa sobre este aspecto). Por lo tanto, estas asociaciones fósiles son referidas como acumulaciones (del inglés *clutches*), aún a pesar de que la información oológica soporta fuertemente la hipótesis de un comportamiento parental de nidificación que podría haber consistido en la excavación de nidos y posterior enterramiento de los huevos en proximidad a estructuras hidrotermales.

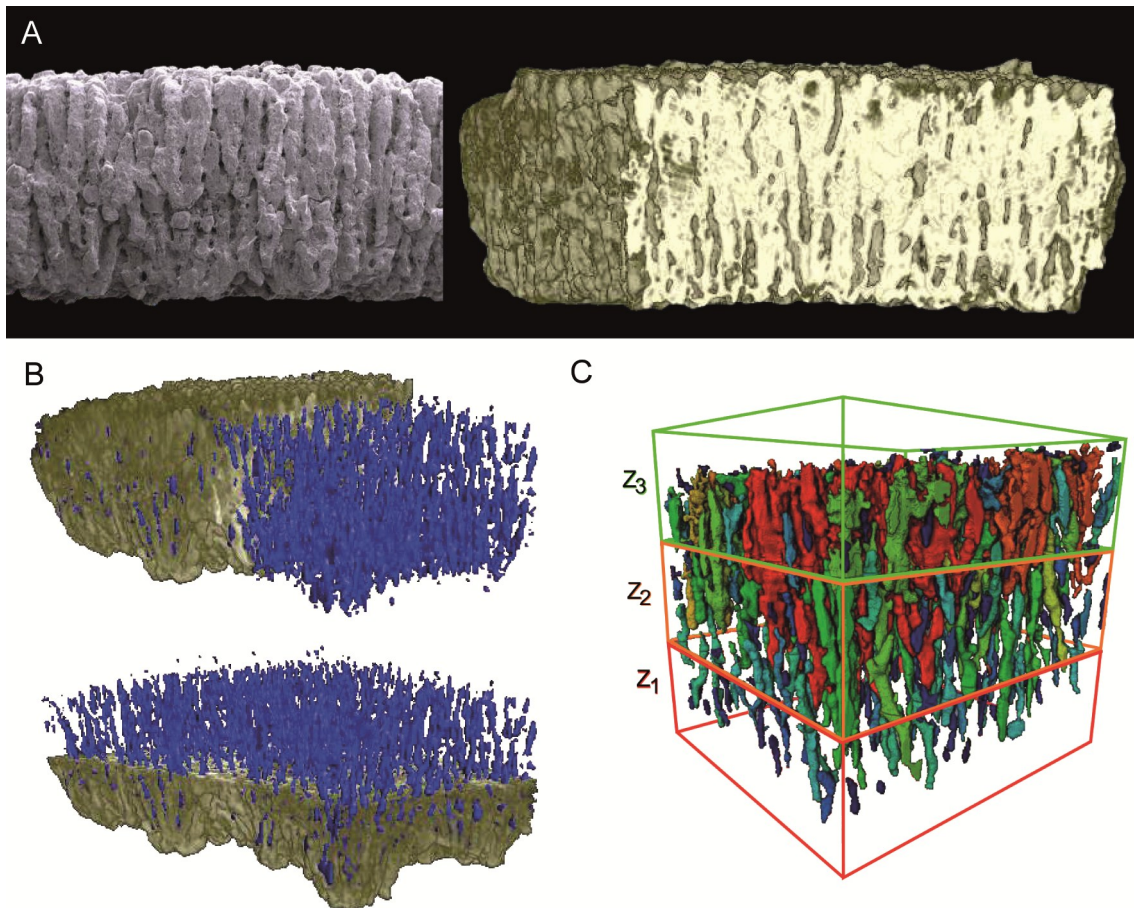


Fig. 5.8. Cáscaras de huevo de Sanagasta y detalle del sistema de canales de poro. **A.** Comparativa entre imagen obtenida con MEB y reconstrucción 3D basada en imágenes obtenidas con micro-CT. **B.** Cáscara con detalle del sistema de canales de poro (azul). **C.** Zonas concéntricas en las que se divide el espesor de la cáscara. Tomado de Hechenleitner *et al* (2016a).

Huevos

De acuerdo a las mediciones realizadas por Grellet-Tinner *et al.* (2012a) los huevos hallados en Sanagasta alcanzan 21 cm de diámetro. Asumiendo una forma subesférica, los autores estimaron un volumen cercano a los 4800 cm³. Sin embargo, la reciente utilización de tomografías computadas permitió realizar mediciones tridimensionales más precisas que presentan algunas discrepancias con los resultados previos.

La reconstrucción tridimensional basada en tomografía computada del espécimen CRILAR-Pv 400 SA-C6-e1, el cual está preservado prácticamente completo, muestra algunas alteraciones respecto a la forma original del huevo (Fig. 5.5A). Como puede verse en la reconstrucción 3D, la forma del huevo coincide con la de un esferoide prolato, es decir que su eje polar (perpendicular al plano de estratificación) es mayor que su diámetro en el ecuador (Fig. 5.5A).

En sección radial, el huevo se observa completamente relleno de sedimento, el cual presenta un patrón de agrietamiento atípico, en el que las grietas se desarrollan en su mayoría paralelamente al plano ecuatorial del huevo (Fig. 5.5B). Dichas grietas son más frecuentes en el hemisferio superior del

Tabla 5.2: Dimensiones del huevo CRILAR-Pv 400-SA-C6-e1.

Huevo		r [mm]	Vr [mm ³]	Ø [mm]
e1	externo	89,75	3028480,03	179,50
	interno	84,59	2535760,55	169,19

Ø, diámetro; r, radio; Vr, volumen del modelo reconstruido a partir de las imágenes de CT.

mismo, siendo especialmente densas y desorganizadas en el tercio más superior del huevo. Las fracturas han generado grandes espacios dentro del mismo (Fig. 5.5A-C), incrementando así considerablemente su volumen. Los espacios generados por el agrietamiento fueron individualizados, ya que son mayormente diferenciables por contraste de densidad respecto al resto del contenido del huevo (*i.e.* sedimento). El buen contraste de las cáscaras en la zona del huevo que se encuentra libre de sedimento circundante permitió además su individualización. Una vez individualizadas fueron reubicadas digitalmente en su posición original (Fig. 5.6). De este modo, fue posible realizar un cálculo volumétrico muy preciso del huevo (Tabla 5.2). Como resultado se obtuvo un volumen máximo de 3028.5 cm³ para el huevo tomografiado (Fig. 5.6). Al remover el principal factor responsable de la deformación y separación entre cáscaras, el volumen resultante permite el cálculo del diámetro para el huevo; para el cual se asume una forma esférica. El diámetro es obtenido entonces a partir de la siguiente fórmula:

$$V = \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot r^3 \xrightarrow{r=d/2} V = \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot \left(\frac{d}{2}\right)^3 \Rightarrow d = 2 \cdot \sqrt[3]{\frac{3V}{4\pi}}$$

en la que V es el volumen, r es el radio y d el diámetro de una esfera. Como resultado se obtuvo un diámetro de interno de c.17 cm y un diámetro externo de c.18 cm (Tabla 5.2). Esta medida discrepa ligeramente de la obtenida en función de mediciones previas, sugiriendo un volumen original menor. Sin embargo, hasta tanto no se incremente el número de huevos analizados, se considerarán los valores de volumen publicados previamente.

Por su parte, tanto el patrón reflejado por las grietas en el interior del huevo como su forma general sugieren una expansión vertical del huevo.

Cáscaras

Los huevos de Sanagasta presentan cáscaras sorprendentemente gruesas, que alcanzan un espesor máximo de 7.9 mm (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Las observaciones realizadas bajo lupa y microscopio petrográfico permiten identificar la presencia de una única capa estructural en estas cáscaras; que además exhiben una característica ornamentación en su superficie externa (Fig. 5.7A). Esta última consiste en estructuras nodulares redondeadas que en promedio miden 0.68 mm y se distribuyen formando empaquetamientos densos en los que cada nódulo es rodeado mayormente por otros seis (Fig. 5.7B). En ciertos casos, se observa que dos o más nódulos contiguos coalescen, un carácter también observado en otras cáscaras como las de Auca Mahuevo (Grellet-Tinner *et al.*, 2004) y Hațeg

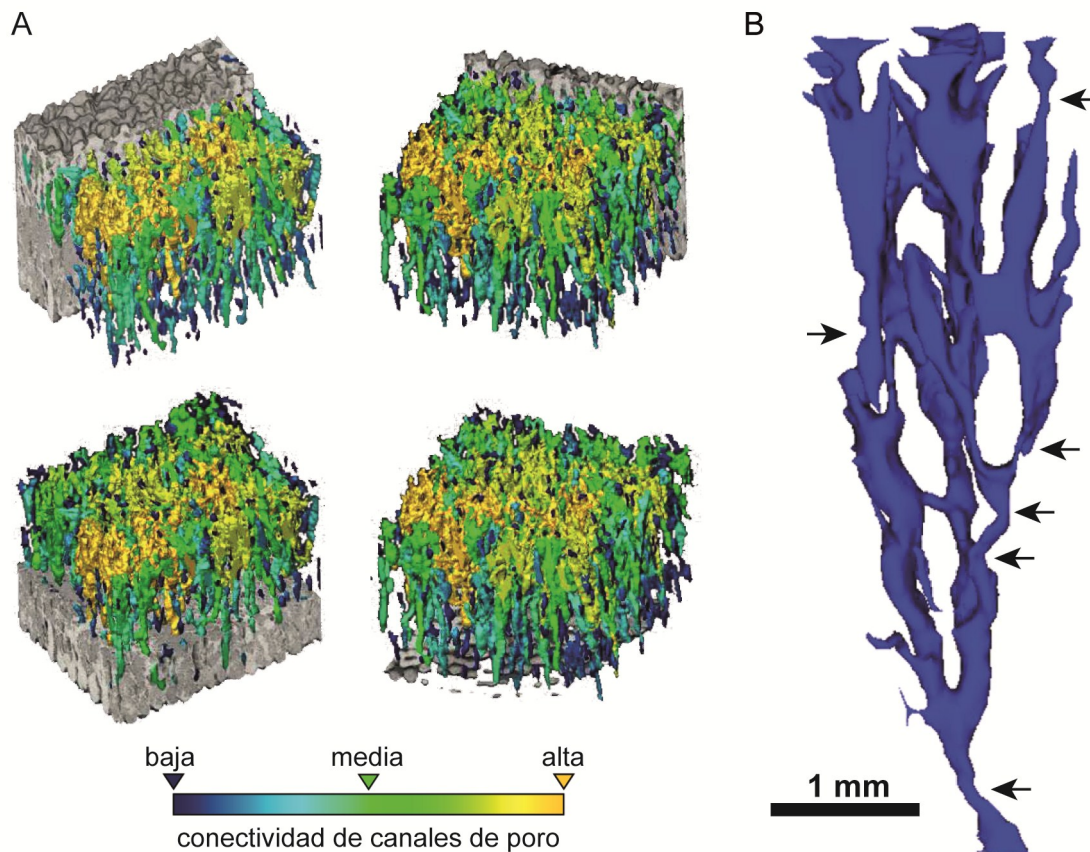


Fig. 5.9. Sistema de canales de poro y set de poros. **A.** Sistema de canales de poro mostrando el alto grado de interconexión lateral. El color de los canales de poro corresponde a un gradiente de conectividad. **B.** Reconstrucción de un set de poros. Varias ramas fueron deliberadamente recortadas para facilitar su visualización. Tomado de Hechenleitner *et al* (2016a).

(Grellet-Tinner *et al.*, 2012b).

En sección radial las cáscaras presentan unidades estructurales alargadas con ramificaciones dicotómicas secundarias hacia el exterior. En detalle y al ser observadas con luz transmitida en el microscopio petrográfico, algunas muestran finas líneas de crecimiento concéntricas y convexas hacia el exterior.

Una de las características que más destacan es la alta porosidad de estas cáscaras. Su apariencia esponjosa es producida por una gran concentración de anchos canales de poro que se ramifican entre las principales unidades de cáscara (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Aunque los estudios previos dan cuenta de la magnitud del sistema de canales de poro, integrado por una red de conductos verticales que se interconectan en su base a través de una red horizontal de canales que serpentean entre las bases de las unidades estructurales, no había sido posible hasta el momento hacer un estudio cuantitativo de esta superestructura, de gran importancia paleobiológica.

En el marco de esta tesis, las cáscaras de Sanagasta fueron estudiadas con novedosos equipos de micro-tomografía de rayos-x (o micro-CT; ver Métodos). Las reconstrucciones 3D permitieron realizar la primera micro-caracterización tridimensional de cáscaras de huevo de dinosaurios saurópodos.

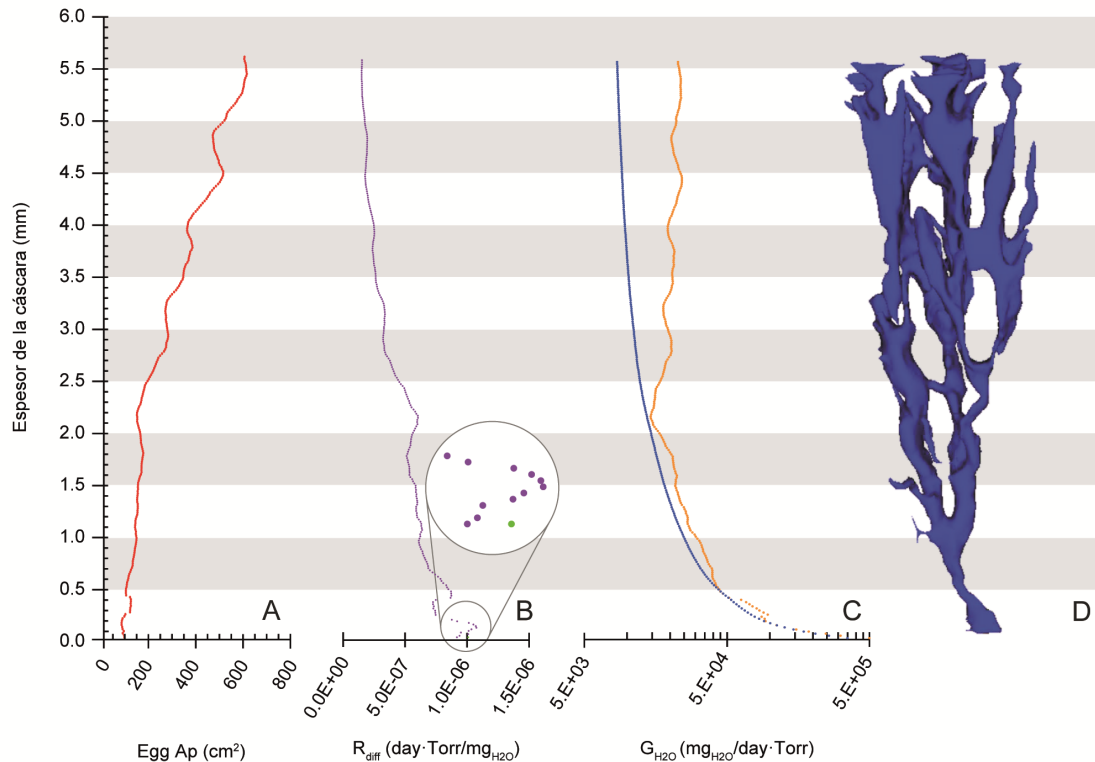


Fig. 5.10. Variación del área de poros del huevo (A_p), resistencia difusiva (R_{diff}) y conductancia de vapor de agua (G_{H_2O}) a durante el adelgazamiento de la cáscara de 5,6 mm de espesor de Sanagasta. **A.** A_p de cada segmento de cáscara. **B.** R_{diff} de cada segmento de cáscara (puntos rosa; basada en la ley de Fick) y de las aperturas internas (punto verde; basada en la ley de Stefan). **C.** G_{H_2O} a cada espesor estimado a partir de la ec. 1 (naranja) y derivada de la R_{diff} (azul); ver Métodos. Datos suministrados en el Apéndice 2. **D.** Set de poros (a escala). Tomado de Hennenleitner *et al* (2016a).

La observación detallada de una cáscara bien preservada de 5,6 mm de espesor proveniente del sub-sitio G del sitio de nidificación de Sanagasta confirmó que la misma está compuesta por una única y gruesa capa estructural, con unidades de cáscara bien definidas, formadas por cristales de calcita (Fig. 5.8A). En promedio, más del 20% del volumen de la cáscara consiste en espacios vacíos (Fig. 5.8B). Tal característica no había sido advertida previamente en cáscaras de huevo de dinosaurios y resulta interesante por su potencial efecto sobre la resistencia mecánica y la difusión de gases en estas cáscaras extraordinariamente gruesas.

La concentración y el grado de conexión lateral entre los canales de poro definen tres zonas concéntricas dentro de la cáscara: Z1, Z2 y Z3 (Fig. 5.8C). Z1 comprende al tercio más interior de la cáscara y es atravesada radialmente por numerosos poros verticales y rectos, cercanamente alineados y paralelos entre sí, que en conjunto representan el 10% del volumen de esta zona. Su diámetro se hace más angosto a través de los primeros c.0,5 mm pero se ensancha luego hacia la superficie más externa de la cáscara (Fig. 5.9A-B), produciendo un sutil pero perceptible incremento en la proporción de espacio vacío a lo largo de esta sección de la cáscara. Aunque las ramificaciones de los canales de poro son

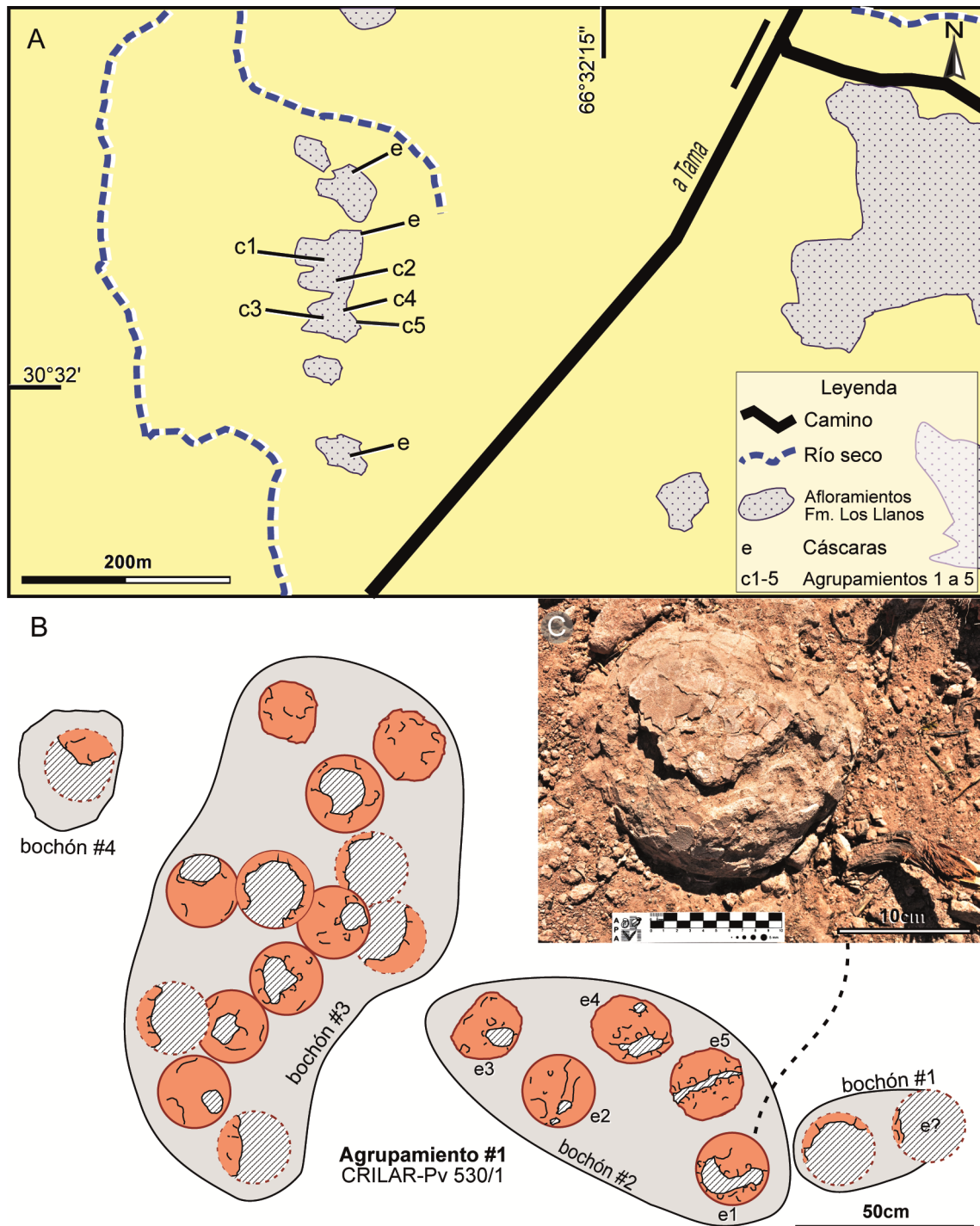


Fig. 5.11. Mapa del sitio de nidificación de Tama y detalle de una acumulación de huevos preservados *in situ*. **A.** Mapa del sitio. **B.** Acumulación #1 (CRILAR-Pv 530/1) conteniendo 21 huevos. **C.** Detalle del huevo e1, el cual se preserva prácticamente completo, pero muestra evidencias de meteorización moderna. Tomado de Hechenleitner *et al.* (2016b).

visibles a lo largo de todo el espesor de la cáscara, ocurren con mayor frecuencia en los dos tercios más externos de la misma (Fig. 5.9A-B). En Z2, los rectos canales de poro se ensanchan en sección transversal y se ramifican frecuentemente formando interconexiones laterales, incrementando gradualmente la proporción de espacio vacío hacia afuera, llegando a duplicar la de Z1 (Fig. 5.9A-B). Finalmente, en Z3, los canales de poro comienzan a interconectarse cada vez más, lateralmente, vertical-

mente y en ángulos aleatorios, formando una compleja red de canales laterales que incrementa marcadamente la concentración y el número de poros. Al alcanzar la superficie externa de la cáscara, los poros se expanden en diámetro adquiriendo una característica forma de embudo. Esta sección resulta la más porosa de la cáscara, conteniendo hasta un 57% del total de su espacio vacío.

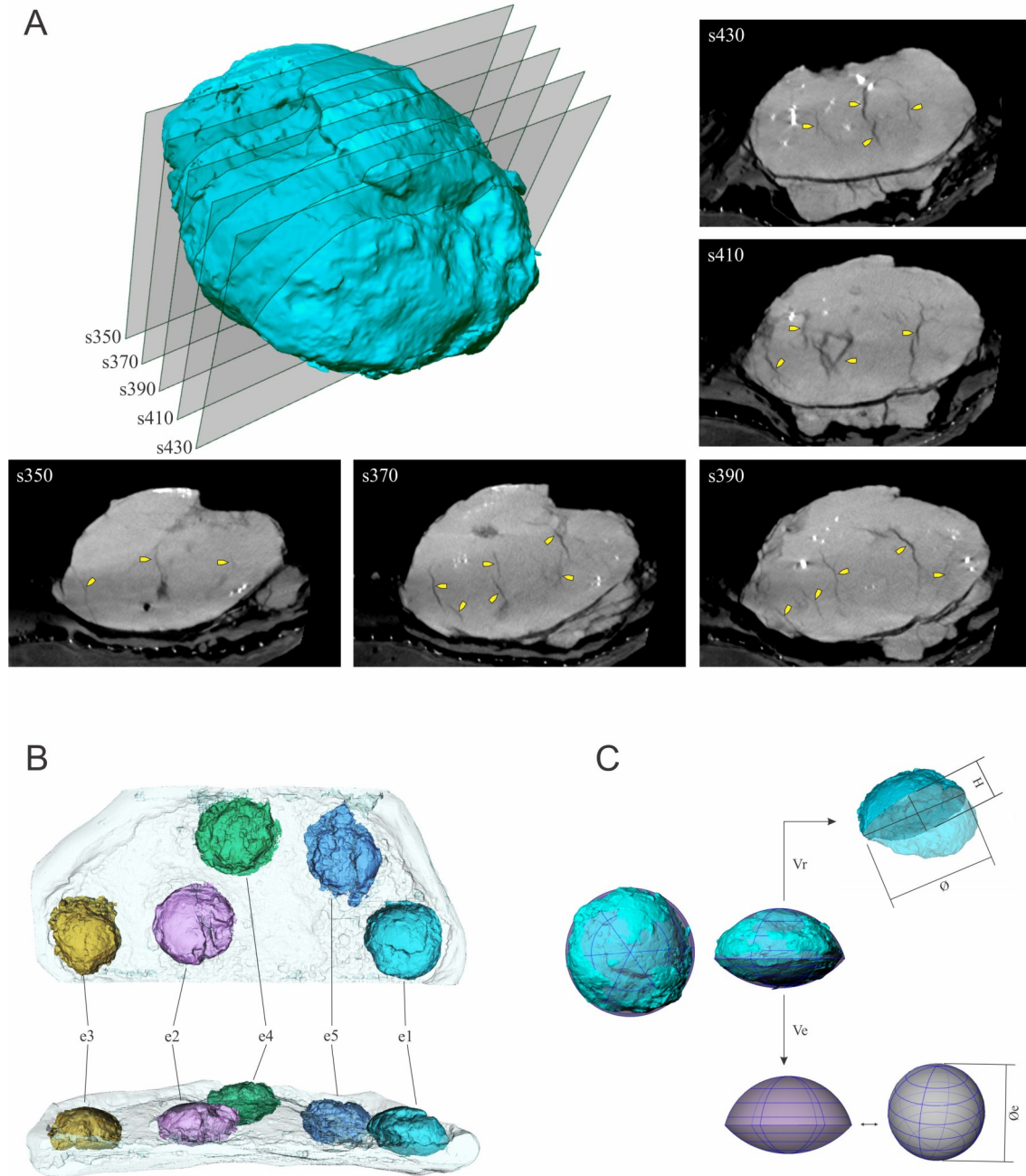
El área total de canales de poro del huevo (A_p), calculada para intervalos tangenciales de 20,3 μm de espesor, muestra un marcado crecimiento hacia afuera (Fig. 5.10A). Por lo tanto, el sistema de canales de poro puede ser modelado como una única estructura en forma de embudo (Simkiss, 1986; Tøien *et al.*, 1988), con su extremo más estrecho orientado hacia el interior del huevo. Para cada uno de los mismos segmentos de 20,3 μm de espesor se calculó la resistencia difusiva y su contraparte (Tøien *et al.*, 1988), la conductancia de vapor de agua (Fig. 5.10B-C), reflejando el proceso de adelgazamiento de la cáscara a lo largo del proceso de incubación, tal como ha sido previamente reportado (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Considerando secciones transversales circulares se obtuvieron las resistencias difusivas de cada segmento, basadas en la primera ley de difusión de Fick, y de la apertura interna, basada en la ley de Stephan (Tøien *et al.*, 1987, 1988). En concordancia con Tøien *et al.* (1987, 1988) pero contra Simkiss (1986), los cálculos indican un efecto de apertura muy pequeño (Fig. 5.10B), que varía entre 0,8% y 2,1% a lo largo del proceso de adelgazamiento. Dado que las resistencias difusivas de cada segmento son acumulativas (Tøien *et al.*, 1988), fue posible calcular la $G_{\text{H}_2\text{O}}$ total de los huevos de Sanagasta. Los resultados indican que la conductancia crece solo un poco a medida que los dos tercios más externos de la cáscara (Z_{2-3}) son removidos, mientras que crece exponencialmente cuando el espesor se reduce por debajo de los c.2,2 mm (Z_1 ; Fig. 5.10C).

Para comparar los resultados obtenidos con trabajos previos (e.g. Grellet-Tinner *et al.*, 2012b), se calculó la $G_{\text{H}_2\text{O}}$ del huevo usando la ecuación derivada de la primera ley de difusión de gases de Fick (ver Métodos). Es importante aclarar que aquí se consideró solo la sección tangencial más externa para cada espesor. Por lo tanto se asumieron poros simples y rectos, tal como resultarían interpretados a partir de secciones tangenciales individuales estudiadas con láminas delgadas (e.g. Jackson *et al.*, 2008; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). De esta manera, los resultados obtenidos distan mucho de ser homogéneos, presentando un patrón errático con incrementos y desplomes súbitos de la conductancia durante el adelgazamiento de los dos tercios más exteriores de la cáscara, es decir Z_{2-3} (Fig. 5.10C).

Tama

Generalidades

Los trabajos de prospección en la localidad de Tama, entre 2013 y 2014 han dado como resultado el descubrimiento de cinco acumulaciones de huevos, junto con varios huevos aislados parcialmente preservados, y numerosos fragmentos de cáscaras. El hallazgo ocurrió en el subsitio de Campo de Romero, un pequeño afloramiento no mayor a 50000 m^2 en el que afloran, en forma de pequeñas lomadas, los niveles más superiores de las exposiciones de la Formación Los Llanos (Fig. 5.11A). Los mis-



5.12. Escaneo CT del bochón #2 (parte del espécimen CRILAR-Pv 530/1). **A.** Reconstrucción 3D del huevo e1 con secciones paralelas al eje polar, mostrando las grietas normales al plano de estratificación. #s corresponde al número de imagen de la tomografía original y las flechas amarillas señalan fracturas en el relleno sedimentario. **B.** Reconstrucción 3D del bochón #2 en la que se observa la distribución espacial de los huevos en vista en planta (arriba) y lateral (abajo). **C.** Mediciones de volumen sobre el huevo e1 y un elipsoide oblató (CAD) que coincide con su forma (los resultados se detallan en la Tabla 5.3). La reconstrucción tridimensional (arriba), el modelo generado con CAD y la esfera isovolumétrica (abajo) muestran cómo fueron obtenidas las medidas para el huevo e1. Abreviaciones: \emptyset , diámetro; \emptyset_e , diámetro estimado; H, altura; Ve, volumen estimado del modelo generado con CAD; Vr, volumen de la reconstrucción 3D. Tomado de Hechenleitner *et al.* (2016b).

Tabla 5.3: Dimensiones medidas y estimadas para los huevos en CRILAR-Pv 530a.

Huevo	Ø [mm]	H [mm]	Vr [mm ³]	Ve [mm ³]	Øe [mm]
E1	202,5	120	2357719,43	2592832,12	170,448
E2	202,75	112	2194766,42	2554093,38	169,595
E3	186,75	106	1686779,02	x	x
E4	201	124	2030314,09	x	x
E5	199,25	128	2125528,71	x	x

Ø, diámetro; Øe, diámetro estimado para el huevo; H, altura promedio (eje polar); Ve, volumen estimado sobre el modelo tridimensional; Vr, volumen del modelo reconstruido a partir de las imágenes de CT; x: datos no coleccionados

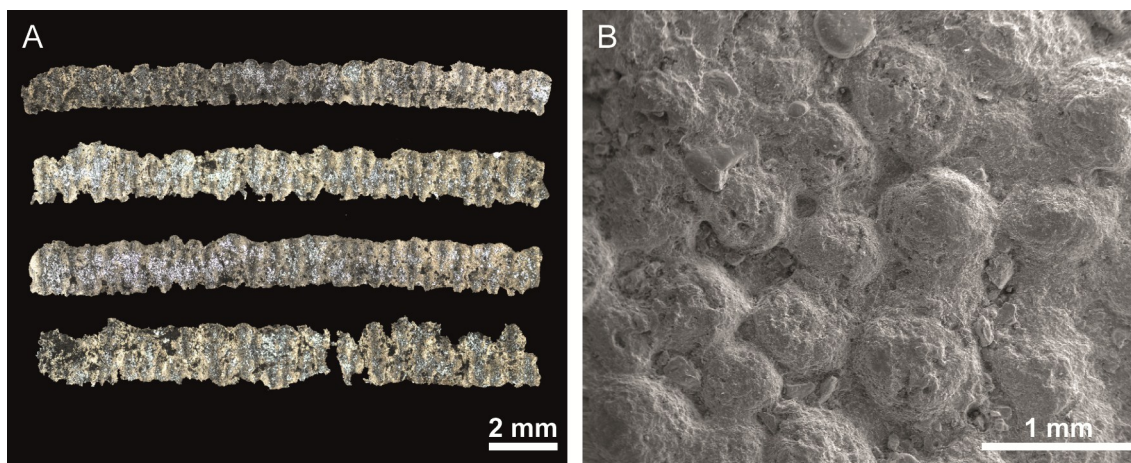
mos niveles proporcionaron además algunos restos óseos de tortugas y dinosaurios indeterminados.

La sucesión sedimentaria en Tama está compuesta por perfiles de paleosuelos amalgamados conocidos como paleosuelos acumulativos. El 70% de los mismos se puede clasificar como inceptisol, i.e. paleosuelos pobremente desarrollados (Basilici *et al.*, 2014). En particular, los horizontes portadores de huevos (Fig. 3.6) se componen de material arenoso de grano fino a grueso, que fue transportado predominantemente por el viento, en un ambiente semiárido (Basilici *et al.*, 2014). En el área del hallazgo y a menos de 1 m por encima de los huevos se expone un nivel de areniscas conglomerádicas (Fig. 3.6). Los sedimentos del área de nidificación están mal seleccionados y contienen gran cantidad de rizolitos y espacios vacíos parcialmente rellenos de calcedonia.

Huevos

Las acumulaciones oológicas contienen hasta 21 huevos. Visto en planta, el grupo de huevos más grande y mejor preservado hasta el momento (CRILAR-Pv 530/1; Fig. 5.11B) tiene una forma de elipse alargada y en sección transversal se observan algunos huevos superpuestos. Aunque unos pocos de esos huevos han sido expuestos a la meteorización moderna (e.g. e1 y los huevos contenidos en el bochón #1, ambos pertenecientes al espécimen CRILAR-Pv 530/1; Fig. 5.11C), la mayoría se conservan intactos o bien muestran orificios de tamaño variable en su hemisferio superior, que recuerdan a ventanas de eclosión (e.g. bochón #3 en la Fig. 5.11B).

En general, los huevos de Tama se hallan comprimidos (Fig. 5.12A-C), exhibiendo típicas fracturas radiales y concéntricas en sus cáscaras. Así, su forma coincide con la de un elipsoide oblato, descrito por un diámetro ecuatorial promedio de 20,2 cm y un eje polar proporcionalmente más corto, que en promedio mide 11,9 cm de longitud (Tabla 5.3; los huevos e3 y e5 fueron excluidos del análisis para evitar sesgos debidos a su preservación incompleta). La propia forma de los huevos y el patrón de agrietamiento de sus cáscaras indican que el vector de estrés es perpendicular al plano de estratificación. Esto permite inferir que la forma que adquirieron los huevos es el resultado de la compresión por carga litostática, algo esperable en suelos como los inceptisoles, que son suelos pobremente desarrollados y con un alto potencial de compactación (Sheldon y Retallack, 2001).



5.13. Cáscaras de huevo de Tama. **A.** Secciones radiales vistas con microscopio petrográfico. **B.** Superficie externa de la cáscara mostrando el empaquetamiento de los nódulos de la ornamentación. Imagen obtenida con MEB.

De acuerdo con Mueller-Töwe *et al.* (2002) y Grellet-Tinner *et al.* (2006), el agrietamiento de las cáscaras de huevo resulta de la compresión luego del enterramiento, específicamente cuando la matriz sedimentaria está suficientemente cementada como para restringir la expansión lateral de las cáscaras. Aunque los huevos están deformados, su forma esférica original puede inferirse al ser observados en planta, es decir, en una superficie paralela al plano de estratificación (Fig. 5.12B). Siguiendo la asunción de que no ocurrió expansión lateral alguna de las cáscaras, Hechenleitner *et al.* (2015b) estimaron un volumen de huevo comparable al de los hallados en Sanagasta, $c.4750 \text{ cm}^3$. Sin embargo, los nuevos análisis realizados a partir de tomografía computada, revelaron múltiples grietas en el relleno sedimentario de los huevos (Fig. 5.12A). Estas grietas son normales al plano de estratificación y describen un patrón ligeramente concéntrico. Teniendo en cuenta que el sedimento no se reacomodó ocupando los espacios vacíos, es posible inferir que al menos parte de la deformación ocurrió a posteriori de la cementación de la matriz sedimentaria, tal como lo indicaron otros autores (Mueller-Töwe *et al.*, 2002; Grellet-Tinner *et al.*, 2006). Sin embargo, los espacios vacíos producto del agrietamiento proveen sustento a la hipótesis de que la carga sedimentaria contribuyó al desplazamiento lateral de las cáscaras.

La tomografía computada facilitó entonces la reconstrucción precisa de la forma tridimensional de los huevos de Tama. Debido a las limitaciones impuestas por el tamaño del propio tomógrafo, fue únicamente posible escanear el bochón #2 del espécimen CRILAR-Pv 530/1 (Fig. 5.12A-C). Posteriormente se generaron reconstrucciones tridimensionales de los huevos e1 (Fig. 5.12C) y e2 utilizando programas de diseño asistido por computadora (CAD, por sus siglas en inglés). Usando las reconstrucciones basadas en CAD, y siguiendo la asunción de que la forma elipsoide de los huevos, sin cáscaras imbricadas ni sustancialmente separadas, fue producto de la deformación isovolumétrica de una esfera, se estimó su diámetro en base a la misma fórmula utilizada con el huevo de Sanagasta:

$$V = \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot r^3 \xrightarrow{r=d/2} V = \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot \left(\frac{d}{2}\right)^3 \Rightarrow d = 2 \cdot \sqrt[3]{\frac{3V}{4\pi}}$$

En esta ecuación V es el volumen, r es el radio y d el diámetro de una esfera. Las mediciones realizadas directamente sobre los elipsoides que coinciden con la forma de los huevos mejor preserva-

Tabla 5.4: Comparación de los sitios de Sanagasta y Tama con todos los sitios de nidificación de titanosaurios positivamente identificados.

Sitio	Ulan Tsav	Dholi Dungri	Totești	Auca Mahuevo niveles 1-3	Auca Mahuevo nivel 4	Sanagasta	Tama
Referencia	Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2011	Wilson <i>et al.</i> , 2010	Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012a	Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2004; Grellet-Tinner, 2005	Fiorelli <i>et al.</i> , 2012; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012b; <i>esta tesis</i>		Hechenleitner <i>et al.</i> 2016; <i>esta tesis</i>
Region	Algui Ulan Tsav, Mongolia	Gujarat, India	Hateg, Romania	Neuquén, Argentina			La Rioja, Argentina
Formación	Barun-Goyot	Lameta	Sânpetru	Anacleto			Los Llanos
Taxon	Lithostrotia	Titanosauria	Nemegtosauria	Nemegtosauria	Nemegtosauria	Titanosauria	Titanosauria
Forma del huevo	esférica	esférica	sub-esférica	esférica	esférica a sub-esférica	sub-esférica	sub-esférica
Diámetro del huevo	8,7-9,1	14-18	11-13	13-15	12,5 -14	21	17
Espesor de la cáscara (mm)	1,0-1,4	2,2-2,3	1,7-1,8	1 - 1,78	1,7- 1,8	1,2-7,9	1,2-1,8
Red de canales paralela a la MT	ausente	?	presente	presente	presente	presente	presente
Morfología de los canales de poro	?	rectos	forma de Y	rectos	forma de Y	forma de Y	forma de Y
Morfología de las aperturas de los poros	?	redondos y en embudo	redondos y en embudo	redondos y en embudo	redondos y en embudo	redondos y en embudo	redondos y en embudo
Morfología de la ornamentación	nodular	nodular	nódulos simples y coalescentes	nódulos simples y coalescentes	nódulos simples y coalescentes	nódulos simples y coalescentes	nódulos simples y coalescentes
Diámetro de la ornamentación (mm)	?	?	0,6-0,7	0,64-0,87	0,35-0,65	0,68	0,38-0,72

dos indican un volumen promedio de 2573,46 cm³ y un diámetro de c.17 cm para los huevos de Tama (Tabla 5.3). La nueva estimación difiere así considerablemente respecto a la primera estimación volumétrica (c.4750 cm³) y del diámetro calculado para los huevos de Sanagasta (c.21 cm *sensu* Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; c.18 cm, calculado en esta tesis).

Cáscaras

Para facilitar la descripción de las nuevas cáscaras de huevo en un contexto filogenético, los caracteres de la cáscara se analizan independientemente, a la vez que son comparados exclusivamente con aquellos registros que han sido positivamente identificados como pertenecientes a Titanosauria. Estos sitios se describen en forma extensa en el Capítulo VI, pero sus características más representativas se hallan aquí, resumidas en la Tabla 5.4.

Las cáscaras de huevo del sitio de nidificación de Tama son comparativamente mucho más delgadas que las de Sanagasta (Fig. 5.13A). La medición de más de 100 fragmentos de cáscara mostró una variación de entre 1,23 y 1,76 mm de espesor (1,47 mm en promedio). Este rango de espesores es casi idéntico al documentado para los niveles #1-3 del sitio de nidificación de Auca Mahuevo (Tabla 5.4), que son las más delgadas descritas para Titanosauria hasta el momento. Respecto a otros registros, las cáscaras de Tama son apenas más delgadas que las del sitio de nidificación de Totești y del nivel oológico #4 de Auca Mahuevo (Tabla 5.4), pero mucho más finas que las de Dholi Dungri, que superan los 2 mm de espesor.

Al igual que el resto de cáscaras de huevo de saurópodos, las de Tama exhiben superficies externas con una ornamentación nodular característica (Fig. 5.13B), con nódulos densamente empaquetados que varían en su diámetro máximo, entre 0,38 y 0,72 mm (0,53 mm en promedio). Estos valores se ubican dentro del rango de variación del diámetro de la ornamentación de las cáscaras de huevo en Titanosauria. Sin embargo, en comparación con otros sitios, la ocurrencia de nódulos coalescentes es muy baja.

Además, las cáscaras de Tama están compuestas por una única capa estructural y presentan unidades de cáscara típicas de los titanosaurios, que consisten en cristales de calcita que radian de centros de nucleación, cercanos a la superficie interna de la cáscara (Fig. 5.14A-B). Las imágenes obtenidas con microscopio petrográfico muestran que los detalles finos de las unidades estructurales, tales como líneas de crecimiento, se hallan muy pobremente preservados (Fig. 5.13A). Sin embargo, la observación con MEB permitió identificar que la disposición original de los cristales de calcita se preservó en la porción más interna de las unidades de cáscara, especialmente cerca de su base (Fig. 5.14A-B); y también permitió la identificación de canales de poro verticales (e.g. Fig. 5.14C).

Los análisis de espectroscopía de energía dispersiva (EDS, por sus siglas en inglés) revelaron que en la mayoría de las cáscaras estudiadas se produjo un reemplazo mineralógico en las unidades estructurales (Fig. 5.14D). El mismo queda evidenciado por las altas proporciones de silicio (Si) detectadas en la región media de la cáscara (vista en sección radial). Los análisis muestran también que el relleno en

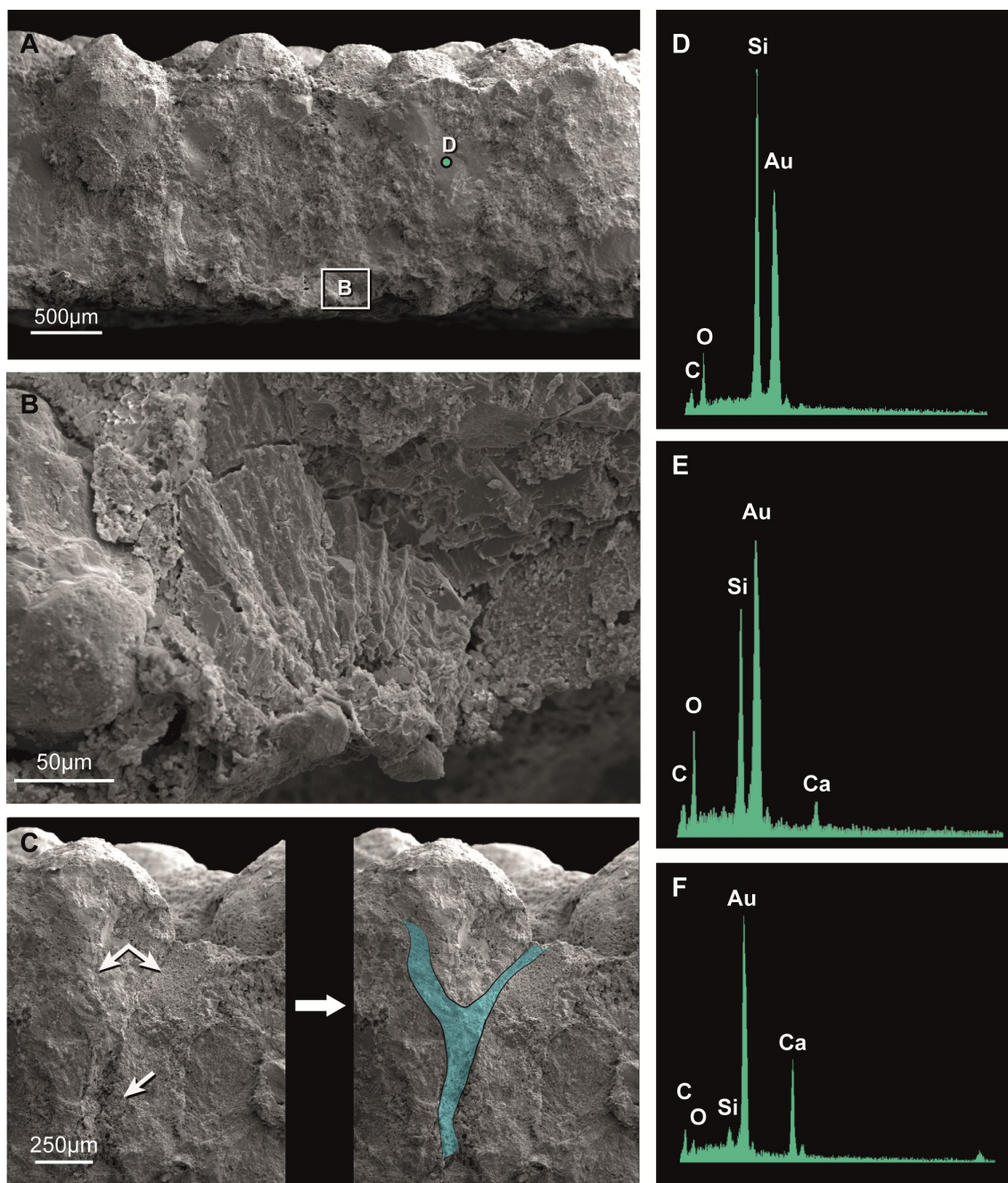


Fig. 5.14. Imágenes obtenidas con MEB y análisis EDS de las cáscaras de Tama. **A.** Sección radial de la cáscara. **B.** Detalle de los cristales de calcita original radiando desde un centro de nucleación ubicado en la base de la cáscara. **C.** Detalle de un canal de poro en forma de Y. Las flechas indican la posición del canal de poro. **D.** Resultados del análisis EDS de una unidad estructural de la cáscara. **E.** Resultados del análisis EDS del relleno de un canal de poro. **F.** Resultados del análisis EDS de la ornamentación de la cáscara. Modificado de Hechenleitner *et al.* (2016b).

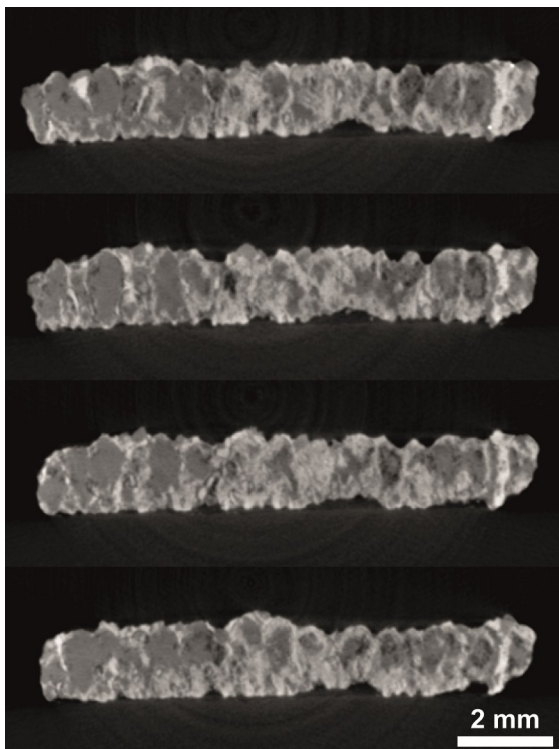
el sistema de poros de la cáscara contiene una elevada proporción del mismo elemento, mientras que resulta menos abundante que el calcio (Ca) en el análisis composicional de la ornamentación (Fig. 5.14 E-F). Tanto la evidencia proporcionada por análisis EDS, como la de las observaciones con microscopio petrográfico sugieren que durante la diagénesis el mineral de reemplazo en las unidades de cáscara, y precipitado también en algunos canales de poro, fue el cuarzo (SiO_2 ; Fig. 5.14D-E).

Los análisis basados en micro-CT también ponen de manifiesto la complejidad de la alteración diagenética en estas cáscaras de huevo. En las imágenes obtenidas las unidades estructurales de calcita se distinguen fácilmente por su forma de abanico, radiando desde la superficie interna de la cáscara (Fig. 5.15). Dado que las distintas tonalidades responden a distintos espectros de absorción parcial de los rayos-x, es posible identificar en el interior de la cáscara estructuras menos densas (tonos oscuros) y otras mucho más densas (tonos claros) que las unidades de cáscara, cuyas siluetas se observan en un gris intermedio (Fig. 5.15). Este tono grisáceo concuerda con la presencia de sílice diagenética observada con el microscopio petrográfico (Fig. 5.13A). Luego se observan algunos sectores muy oscuros que se identifican como espacios vacíos. Por el contrario, la tonalidad clara de la base de las unidades de cáscara coincide con la presencia de calcita original preservada en esta zona, ya observada con MEB (Fig. 5.14B; Fig. 5.15). Este mineral es mucho más denso que el cuarzo, por lo que puede identificarse fácilmente tapizando los bordes de las unidades estructurales y también rellenando espacios porales. La presencia de calcita formando gran parte del relleno de los poros es inconsistente con el análisis de EDS que reporta una mayor proporción de sílice (Fig. 5.14E).

Aunque la considerable recristalización de las cáscaras no permite visualizar claramente algunos de los caracteres internos, la silueta de numerosos y anchos canales de poro verticales que se ramifican en forma de Y hacia el exterior de la cáscara es todavía reconocible en algunas imágenes obtenidas con MEB y micro-CT (Fig. 5.16A-B). Estos canales de poro individuales se abren hacia el exterior en forma de embudo y están conectados por su extremo inferior a través de una extendida red horizontal de canales paralelos a la superficie interna de la cáscara. Estos serpentean entre las principales unidades estructurales de la cáscara (Fig. 5.16C), tal como se observa en todas las cáscaras de titanosaurios (Tabla 5.4).

Comparadas con las cáscaras de Sanagasta (hasta el momento las únicas cáscaras de saurópodos en ser analizadas con esta tecnología), las de Tama no muestran una diferenciación en zonas concéntricas. Sin embargo, teniendo en cuenta su espesor, es posible compararla con la zona más interna (Z_1) de las cáscaras de Sanagasta. Las imágenes obtenidas con la misma resolución usada en el caso de Sanagasta (c.20 μm) apenas permiten ver la silueta de los canales de poro, que se ramifican en forma de Y (Fig. 5.16B). Estos poros tienen un diámetro promedio de 87,3 μm , i.e. un máximo de 4,4 voxels en las imágenes de 20 μm /voxel. Sin embargo, varios estudios destacan que la precisión de las reconstrucciones tridimensionales depende en gran medida del tamaño de voxel empleado (Kim *et al.*, 2004; Cooper *et al.*, 2007; Abel *et al.*, 2012; Maret *et al.*, 2012). Por lo tanto, los resultados obtenidos deben tomarse con cautela, más aun considerando que la alteración diagenética de las cáscaras también dificulta la segmentación de los canales de poro. Debido a estas limitaciones no fue posible hasta el momento obtener datos cuantitativos fiables para realizar estimaciones de conductancia de vapor de agua.

Algunos fragmentos de cáscaras colectados en el subsitio Campo de Romero de la localidad de Tama exhiben una lámina delgada que tapiza su superficie interna (Fig. 5.17A). Su reacción al ácido clorhídrico (HCl) sugiere una composición calcítica. Esta capa no cubre completamente a la superficie



5.15. Secciones radiales de una cáscara de huevo de titanosaurio del sitio de nidificación de Tama. Las unidades estructurales de calcita se distinguen fácilmente por su forma de abanico, radiando desde la superficie interna de la cáscara. Las mismas están rellenas casi completamente de sílice, menos densa que la calcita. Esta última tapiza las regiones más externas de las unidades estructurales y rellena parcialmente los canales de poco verticales, que se observan de color blanco.

interna de la cáscara sino que posee un aspecto reticular, delimitando pequeños espacios vacíos en forma de lagunas subcirculares que en algunos casos coalescen generando espacios de aspecto meandroso (Fig. 5.17A). A través de estos espacios es posible reconocer la base de algunas unidades de cáscara. El tamaño de estos espacios varía de una muestra a otra. En unos pocos casos los espacios no se interconectan sino que se disponen espaciadamente y mantienen su forma subcircular. En sección radial y vista bajo el microscopio petrográfico, esta lámina presenta un espesor relativamente homogéneo (Fig. 5.17B-D).

DISCUSIÓN

Identificación taxonómica

A pesar de que el registro de huevos y cáscaras de huevos de “saurópodos” aumentó de manera casi constante por más de 30 años, la mayoría de los estudios pioneros presentan descripciones que carecen de suficiente detalle y/o presentan un sesgo debido al uso de criterios parataxonómicos. En contraste, y a pesar de que ya se conocieran embriones de titanosaurios *in ovo* desde fines de los 90's, apenas pasaron 10 años desde la primera inclusión de caracteres de huevos y cáscaras en estudios filogenéticos (Grellet-Tinner, 2006).

En este contexto, sólo unos pocos registros de huevos y cáscaras han sido positivamente asignados a Titanosauria, a partir de 1) el descubrimiento de embriones *in ovo* y/o 2) de la minuciosa caracterización morfológica de huevos y cáscaras que permitan la identificación de caracteres de importancia filogenética. Aunque estas dos alternativas son válidas, es claro que el estudio anatómico y sistemático

de restos embrionarios *in ovo* proporciona información mucho más sólida para su identificación.

Basado en el registro de restos embrionarios *in ovo*, en los sitios de nidificación de Totești y Auca Mahuevo, Grellet-Tinner *et al.* (2004, 2012b) definieron una serie de caracteres apomórficos que permiten la identificación y posterior comparación de cáscaras y huevos de titanosaurios. Entre estos caracteres, la forma subesférica del huevo, las cáscaras monoestratificadas, con unidades estructurales formadas por cristales de calcita que radian de centros de nucleación y la ornamentación en su superficie externa, formada por estructuras nodulares redondeadas y densamente empaquetadas, son compartidos por huevos de titanosaurios hallados en sitios de nidificación de todo el mundo (Grellet-Tinner *et al.* 2004, figs 2-3; Grellet-Tinner *et al.* 2006, fig. 3; Grellet-Tinner *et al.* 2012b, fig. 3; Hechenleitner *et al.* 2015a figs 3-5).

Tal como ha sido observado previamente, las cáscaras de Sanagasta presentan un espesor considerable que puede alcanzar los 7,9 mm. Este espesor máximo es bastante infrecuente en otras cáscaras de dinosaurios y sólo es comparable a aquellas asignadas a *Sphaerovum* (?) *erbeni* halladas en las localidades de Puerto Yaruá (Entre Ríos) y Yaminué (Río Negro), en Argentina (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Además de estos registros sudamericanos, existe al menos un caso en el que se reportan cáscaras de grosor similar en India (Mohabey, 1998). Sin embargo, con un espesor que varía entre 1,2 y 7,9 mm, las cáscaras de Sanagasta son igualmente comparables con al menos seis de las “especies” de Megaloolithidae descritas por Mohabey (1998): *Megaloolithus rahiolensis*, *Megaloolithus phensaniensis*, *Megaloolithus kempurensis*, *Megaloolithus matleyi*, *Megaloolithus megadermus* y *Megaloolithus dhoridungriensis*. Más allá de algunas diferencias en el espesor de la cáscara, estas especies presentan caracteres que son llamativamente similares, tales como el tipo de ornamentación y el tamaño del huevo (ver Tabla 1 en Mohabey, 1998). De estas especies, solo *M. dhoridungriensis* fue positivamente asignada a Titanosauria a partir del hallazgo de restos embrionarios *in ovo*, descubiertos en el sitio de nidificación de Dholi Dungri, en Gujarat, India (Wilson *et al.*, 2010). Sin embargo la cantidad de caracteres compartidos y el propio ejemplo de Sanagasta, con una gran variabilidad en el espesor de las cáscaras (incluso en un mismo huevo), sugieren que las diferencias observadas entre especies parataxónicas podrían representar artefactos tafonómicos.

Los huevos hallados en los sitios de nidificación de Auca Mahuevo (Grellet-Tinner *et al.*, 2004), y Totești (Grellet-Tinner *et al.*, 2012b) son comparativamente más pequeños y de cáscaras más finas que los de Sanagasta. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, los huevos y cáscaras de Sanagasta coinciden con los de otros titanosaurios en diversos aspectos de su morfología, tales como la subesfericidad de los huevos, la ornamentación de su superficie externa (consistente en nódulos densamente empaquetados), la condición monoestratificada de la cáscara, con cristales de calcita que radian desde centros de nucleación en la base de la misma y la presencia de un sistema de canales de poro, con canales verticales en Y (Fig. 5.18) y una red de canales laterales cercanos a la superficie interna de la cáscara.

Si bien la importancia de los caracteres relacionados al sistema de canales de poro ya se había destacado en trabajos previos (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2013), son los nuevos estu-

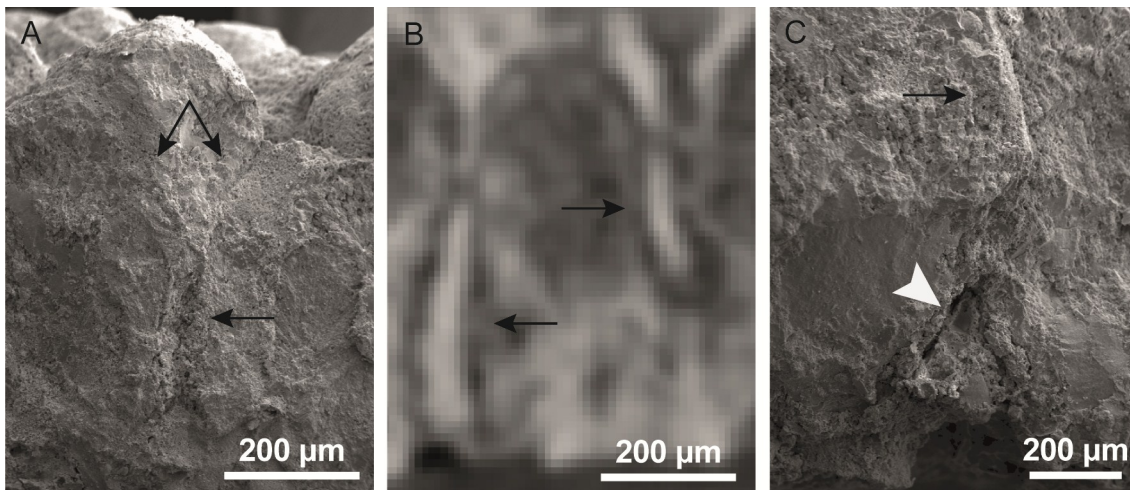


Fig. 5.16. Secciones radiales de una cáscara de Tama, vistas con MEB y micro-CT. **A. D.** Detalle de un canal de poro en Y (MEB). Las flechas negras marcan la posición del canal de poro, que está parcialmente relleno con minerales diagenéticos. **B.** Detalle de un canal de poro en Y (micro-CT). En este plano de corte, el canal de la izquierda se observa recto, mientras que el de la derecha se bifurca en la mitad del espesor de la cáscara. **C.** Detalle de un canal de poro (flecha negra) y la sección de uno de los canales de la red lateral paralela a la base de la cáscara (flecha blanca). Modificado de Hechenleitner *et al.* (2016b).

dios basados en imágenes obtenidas con micro-CT los que revelan por primera vez la complejidad de este sistema y sus implicancias a nivel paleobiológico y evolutivo. El análisis tridimensional permitió confirmar que el sistema de canales de poro de las cáscaras de Sanagasta es el más complejo descrito hasta el momento. De hecho, los canales de poro pueden ser individualizados, en el mejor de los casos, como pequeños sets (Fig. 5.18), debido a la gran densidad de canales y las múltiples interconexiones laterales. Aunque este patrón es, hasta el momento, el más complejo descrito tanto para dinosaurios actuales como extintos, existen reportes previos que comprueban la existencia de interconexiones laterales entre canales de poro verticales, también en cáscaras de posibles saurópodos del Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano; Argañaraz *et al.* 2013) y Superior (Williams *et al.*, 1984; Rasskin-Gutman *et al.*, 2013); aunque en estos casos las cáscaras son mucho más delgadas.

Por su parte, los huevos hallados en Tama, con un diámetro aproximado de 17 cm, son algo más pequeños que los de Sanagasta (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a), pero de tamaño similar a los huevos más grandes del sitio de Dholi Dungri (Wilson *et al.*, 2010). Además, estos huevos son entre un 12% y un 26% más grandes que los huevos del sitio de nidificación de titanosaurios Auca Mahuevo, Argentina (Grellet-Tinner *et al.*, 2004; Grellet-Tinner, 2005), y hasta un 30% más grandes que los huevos de Totești, Rumania (Grellet-Tinner *et al.*, 2012b).

En cuanto a su espesor, las cáscaras de Tama varían entre 1,23 y 1,76 mm, lo cual es coincidente con las medidas notificadas para las cáscaras provenientes de los niveles oológicos #1-3 de Auca Mahuevo, ligeramente más finas que las del nivel #4 de la misma localidad (Tabla 5.4; ver Capítulo VI). Curiosamente, la relación es inversa en lo que respecta a los nódulos que constituyen la ornamentación de la superficie externa de la cáscara, ya que en el caso de Tama su diámetro varía entre 0,38 y 0,72 mm, muy cercano a lo documentado para el nivel oológico #4 de Auca Mahuevo (0,35-0,65 mm);

siendo relativamente más pequeños que los de los niveles #1-3 del mismo sitio (0,64-0,87 mm). El sistema de canales de poro de las cáscaras de Tama es mucho más simple que el de las cáscaras de Sanagasta. Los canales presentan un claro patrón de ramificación en Y, típico de otras cáscaras de titanosaurios como las de Auca Mahuevo (Fig. 5.14A-B; 5.16) y Totești. También comparten con estos la presencia de una red basal de canales que serpentean entre las bases de las unidades estructurales interconectando los canales de poro verticales.

Los caracteres presentes tanto en las cáscaras del sitio de nidificación de Sanagasta como en el de Tama son totalmente consistentes con los de identificados, sobre la base de registros de restos embrionarios *in ovo*, para los Titanosauria.

Preservación de tejidos blandos

Hace poco más de una década, Grellet-Tinner (2005) realizó la primera descripción extensa sobre la ocurrencia y preservación excepcional de membrana testacea en los huevos del nivel oológico #3 del sitio de nidificación de Auca Mahuevo. En su descripción, el autor se refiere a esta estructura membranosa como una delgada capa blancuzca que se halla frecuentemente adosada a la superficie interna de las cáscaras. La misma puede observarse como una capa compacta de calcita o, más raramente, como una capa de fibras calcificadas, que recuerdan a lo que podría haber sido la disposición original de las fibras proteicas de la membrana (Grellet-Tinner, 2005). Vista al microscopio petrográfico, esta capa de 370 μm de espesor presenta finas bandas concéntricas, paralelas a la superficie interna de la cáscara, que miden entre 23 μm y 25 μm . Otro trabajo pionero sobre el tema es la revisión de la ocurrencia de membrana testacea en cáscaras de huevo de vertebrados fósiles hecha por Kohring (1999) la cual ya incluía cáscaras de huevo de posibles titanosaurios. La descripción de cáscaras de c.2 mm de espesor asignadas a *Megaloolithus sp.*, provenientes de la localidad de Bastús, España (Formación Tremp, Cretácico Superior), permitió realizar comparaciones con el material de Auca Mahuevo. La membrana de las cáscaras de Bastús apenas alcanza 200 μm de espesor, casi la mitad del observado en las cáscaras de Auca Mahuevo (Tabla 5.5), pero en ambos casos se sugirió la diferenciación de la membrana en dos capas concéntricas. Estas similitudes permitieron confirmar las interpretaciones, que a la vez son consistentes con observaciones en reptiles actuales (Kohring, 1999; Grellet-Tinner, 2005).

Aunque este tipo de preservación se presentara originalmente como una rareza (Kohring, 1999; Grellet-Tinner, 2005), estudios recientes dan cuenta de su recurrencia en otras cáscaras de huevo de saurópodos titanosaurios como las de Hațeg (Grellet-Tinner *et al.*, 2012b) y Sanagasta (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a; Fiorelli *et al.*, 2013) y de posibles saurópodos, como las de Puerto Yaruá, Entre Ríos (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Basándose en descripciones previas, Grellet-Tinner *et al.* (2012a) y Fiorelli *et al.* (2013) detectaron la presencia de una delgada membrana testácea preservada en algunas cáscaras de Sanagasta, con un espesor máximo de 90 μm (54,7 μm en promedio). Está compuesta por láminas concéntricas, tal como se observa en las cáscaras del nivel #3 de Auca Mahuevo y en las de Bastús, pero es comparativamente la más delgada de las registradas hasta ahora (Tabla 5.5).

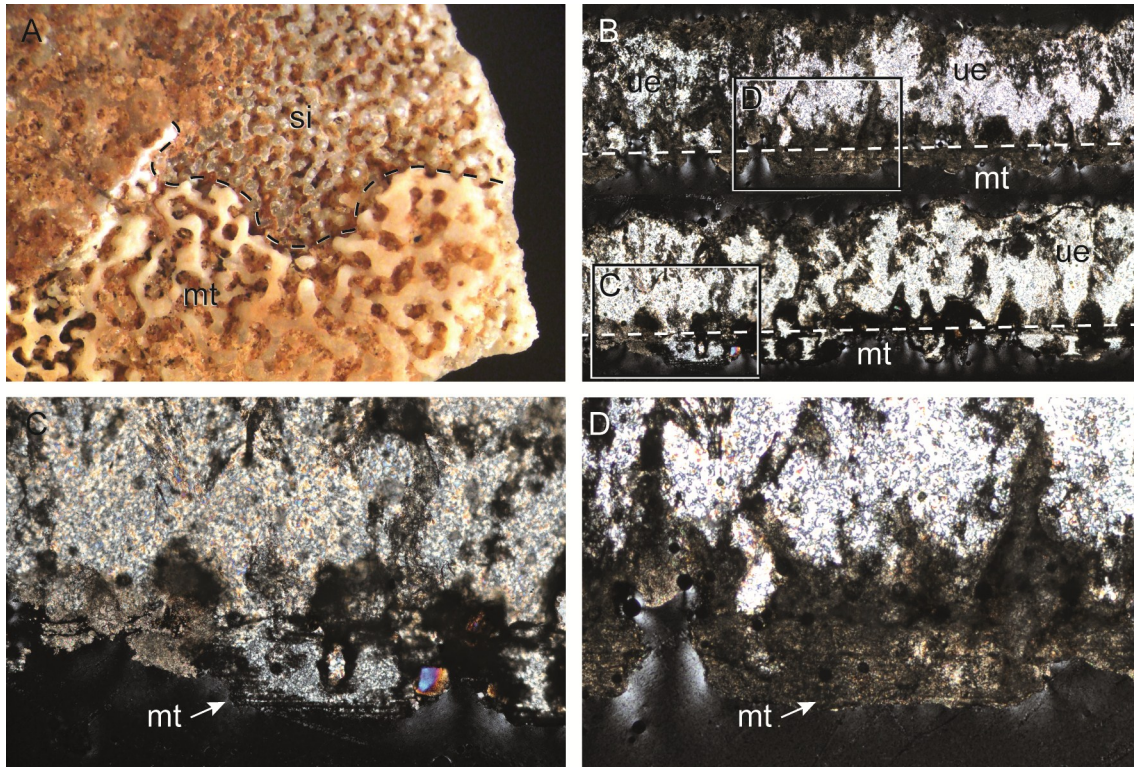


Fig. 5.17. Membrana testacea en las cáscaras de huevo de Tama. **A.** Vista general de la superficie interna de la cáscara con la membrana testacea adosada, mostrando su aspecto reticulado. **B.** Cáscaras con membrana testacea preservada en sección radial. Las unidades estructurales de la cáscara aparecen completamente reemplazadas por sílice diagenética que mantuvo la disposición general de los cristales, radiando desde centros de nucleación en la base de la cáscara. **C-D.** Detalles de la zona con membrana testacea preservada, la cual muestra el típico arreglo en capas concéntricas de c.25 μm de espesor.

Observada con MEB la membrana testacea de las cáscaras de Sanagasta exhibe una distribución desorganizada de sus fibras, algunas de las cuales presentan ramificaciones (Fiorelli *et al.*, 2013) similares a las documentadas para Auca Mahuevo (Grellet-Tinner, 2005). Sin embargo, a diferencia de lo ocurrido en Auca Mahuevo, donde la preservación parece haber sido mediada por bacterias, la mineralización de las estructuras fibrilares en Sanagasta parece haber resultado de un proceso de argilización, facilitada por los fluidos hidrotermales.

En cuanto a las cáscaras del sitio de nidificación de Tama cabe mencionar la presencia de una delgada capa calcítica en la superficie interna de varias cáscaras (Fig. 5.15A). Su contacto directo con la base de las unidades estructurales de calcita y su disposición en forma de láminas paralelas en sección radial (Fig. 5.15B-D), sugieren que esta estructura mineralizada correspondería a la membrana testacea. Su espesor de 360 μm es además consistente con el del resto de cáscaras mencionadas, en particular la de Auca Mahuevo (Tabla 5.5). A pesar de que la membrana en estas cáscaras es más gruesa que en las de Sanagasta, su presencia en las reconstrucciones tridimensionales basadas en micro-CT no pudo ser confirmada. Finalmente, la calcificación de la membrana testacea en las cáscaras de Tama, sugiere que la mineralización y, posiblemente el relleno de los canales de poro con carbonatos, ocurrió en la diagénesis temprana.

La fina preservación de los fósiles de Auca Mahuevo permitió además confirmar que la mineralización de la membrana testacea fue mediada por bacterias que, en condiciones anaeróbicas, habrían reducido sulfuros y sulfatos disponibles entre los componentes orgánicos del huevo. La reducción de sulfatos habría resultado en un incremento en la alcalinidad del medio, facilitando la precipitación de carbonato de calcio (Grellet-Tinner, 2005; Smith y Hayward, 2010). Aunque este caso se presentara como una rareza del registro, los recientes hallazgos ponen de manifiesto que la preservación de la membrana testacea en cáscaras de huevo de titanosaurios (y posibles titanosaurios) se da con una recurrencia llamativa. Dado que la preservación de tejidos blandos debe ocurrir rápidamente, poco después de iniciado el proceso de descomposición, la preservación de la membrana testacea en estas cáscaras de huevo de titanosaurios sugiere que los agentes mediadores de la mineralización, *i.e.* fluidos hidrotermales y/o bacterias, formaron parte del ambiente de nidificación. Por lo tanto, su estudio y caracterización proporcionan información muy valiosa sobre las condiciones originales de nidificación. La frecuencia alta con la que ocurre la preservación de membranas de la cáscara sugiere una rápida incorporación de los huevos y cáscaras al registro sedimentario. Por lo tanto, su presencia le da aún más sustento y es totalmente consistente con la hipótesis (desarrollada en el capítulo siguiente) que propone que los titanosaurios incubaron sus huevos dentro del sustrato, (e.g. suelo, hojarasca), donde la descomposición anaeróbica y la presencia de fluidos porales con concentraciones altas de minerales son frecuentes.

Aspectos paleobiológicos de los sitios de nidificación de Sanagasta y Tama

Sanagasta

Los nuevos cálculos de volumen de los huevos de Sanagasta indican que su interior es cercano al de los huevos de Tama (c.17 cm). Este carácter se suma a una serie de características morfológicas observadas en la zona más interna de la cáscara, Z1, que recuerdan llamativamente a las cáscaras de huevo de otros titanosaurios como Tama (Hechenleitner *et al.*, 2016b) y Auca Mahuevo (Grellet-Tinner *et al.*, 2004); incluyendo sus canales de poro en forma de Y (Fig. 5.18). Típicamente, estas cáscaras eran más finas que 1-1,2 mm al momento en que los embriones eclosionaban debido a que su superficie interna era adelgazada durante la embriogénesis (Booth y Seymour, 1987; Seymour *et al.*, 1987; Booth, 1989; Board y Sparks, 1991; Booth y Thompson, 1991a; Packard y DeMarco, 1991; Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2006) y su superficie externa era erosionada desde el exterior, como consecuencia directa de su incubación en condiciones de enterramiento con calor y humedad provistos por el ambiente (Clayburn *et al.*, 2004; Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2012a; Hechenleitner *et al.*, 2015a), en contraste con la clásica incubación por contacto propia de las aves. Cabe destacar que la erosión de la superficie interna de la cáscara durante el desarrollo embrionario de la mayoría de las aves es del orden del 4% al 8%, mientras que en las megápodos, que entierran sus huevos (Booth y Seymour, 1987; Seymour *et al.*, 1987;

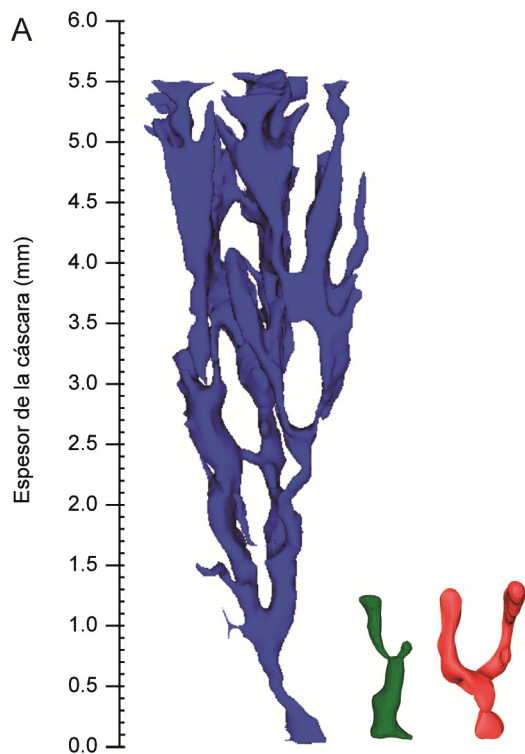


Fig. 5.18. Comparativa de los canales de poro de las cáscaras de huevo de Sanagasta (azul), Auca Mahuevo (verde) y Tama (rojo). Modificado de Hechenleitner *et al* (2016a).

Booth, 1989; Booth y Thompson, 1991a), el porcentaje es mucho mayor, alcanzando entre 12% y 21%. Aunque claramente el porcentaje de adelgazamiento no escala isométricamente con el espesor de la cáscara, se observó cierto adelgazamiento del lado interno en las de Sanagasta (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). El amplio rango de espesor de las cáscaras de Sanagasta, sumado a los resultados de estudios geoquímicos de los sedimentos (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012), respaldan independientemente la hipótesis de que los fluidos hidrotermales produjeron una progresiva e intensa erosión de la superficie de estas cáscaras de hasta 7,9 mm de espesor durante la incubación (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012, 2013; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Tal erosión química contribuyó en gran medida al espesor final de la cáscara, de aproximadamente 1,2 mm (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a; Fiorelli *et al.*, 2013). Este espesor mínimo permitiría a un embrión romper exitosamente la cáscara al momento de la eclosión.

La reconstrucción tridimensional basada en micro-CT permite además confirmar que el sistema de canales de poro de las cáscaras de huevo de titanosaurios de Sanagasta tiene el patrón más complejo conocido hasta el momento. Tal es así que los canales de poro se reconocen como parte de pequeños sets, debido a su alta densidad y múltiples conexiones laterales (Fig. 5.9; 5.18). Más aún, el diámetro en sección de cada set de poros y sus ramificaciones varía ampliamente y en forma aleatoria a través del perfil de la cáscara, dificultando así la precisa determinación de las secciones transversales de menor diámetro que potencialmente restringirían la difusión de gases durante el proceso de adelgazamiento. Por lo tanto, estas características obstaculizan notablemente la generalización de A_p , parámetro típicamente utilizado para estimar la G_{H_2O} de cáscaras de huevo fósiles (Deeming, 2006; Jackson *et al.*, 2008; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a).

Debido a la complejidad del sistema de canales de poro de las cáscaras de Sanagasta y proba-

blemente otras cáscaras de titanosaurios (Rasskin-Gutman *et al.*, 2013), el cálculo de G_{H_2O} a partir de secciones tangenciales individuales puede conducir a estimaciones significativamente dispares, cuestionando así su eficacia para estimar la humedad de los microambientes de incubación para estos dinosaurios. En contraste, el uso de micro-CT permite calcular precisamente la resistencia difusiva y la G_{H_2O} en tales condiciones (Fig. 5.10C).

El alto grado de interconexiones laterales permite considerar al sistema de canales de poro en su totalidad como una estructura en forma de embudo, debido a su incremento total de Ap desde el interior de la cáscara hacia afuera (Fig 5.10A). En general, las observaciones realizadas indican que los valores más pequeños de Ap (i.e. la porción en la que las secciones transversales más estrechas son frecuentes) para las cáscaras de Sanagasta se encuentran próximos a su superficie interna (Fig. 5.10A), tal como ocurre típicamente en las cáscaras de aves megápodos (Booth y Seymour, 1987; Booth y Thompson, 1991a) y otros dinosaurios saurópodos (Grellet-Tinner *et al.*, 2004; Rasskin-Gutman *et al.*, 2013). Así, la G_{H_2O} medida a lo largo del proceso de adelgazamiento de la cáscara refleja o es comparable a la observada en megápodos actuales, aumentando exponencialmente en el último tercio del proceso de incubación (Fig. 5.10C). Considerando que la mayor parte de la resistencia difusiva se concentra en Z_1 , el sutil pero constante incremento de conductancia durante la remoción de Z_{3-2} es conducido por el fuerte componente de espesor de estas gruesas cáscaras de huevo de titanosaurios.

Las cáscaras de huevo de Sanagasta exhiben la red de canales laterales más compleja descrita hasta el momento. Sin embargo, ya se han notado previamente interconexiones laterales entre canales de poro en cáscaras de huevos de saurópodos y en las de algunas megápodos actuales. *Alectura lathami* y *Leipoa ocellata* son dos especies constructoras de montículos pertenecientes a esta curiosa familia de aves, que por regla general incuban sus huevos utilizando fuentes externas de calor. Aunque ambas utilizan montículos, sus estrategias de nidificación presentan diferencias ya que *A. lathami* incubaba en montículos con alta humedad relativa, predominantemente constituidos por hojarasca, mientras que *L. ocellata* incubaba en montículos más secos, compuestos por arena y suelo de zonas desérticas y muy escasa vegetación, de tipo “spinifex” (Grellet-Tinner *et al.*, 2016). A nivel de la microestructura de la cáscara ambas especies presentan poros en forma de Y, pero solo *A. lathami* cuenta con interconexiones laterales horizontales simples o dobles entre poros adyacentes (Grellet-Tinner *et al.*, 2016). En base a observaciones recientes, estas interconexiones facilitarían la difusión lateral de gases en el caso de oclusión de los poros en la superficie del huevo. Tal oclusión es mucho más esperable en huevos enterrados que en huevos expuestos, especialmente aquellos de *A. lathami*, ya que sus nidos están compuestos principalmente por material vegetal húmedo.

Dado que las acumulaciones de huevos de Sanagasta fueron depositadas en proximidad a estructuras hidrotermales tales como orificios de ventilación, piletas y manantiales, tanto el agua como el material fangoso circundante pudieron haber obstruido fácilmente muchos poros en ciertos momentos de la incubación. Aunque la red lateral de poros está bien desarrollada en Z_{2-3} , se reduce fuertemente justo por debajo, en Z_1 , donde la obstrucción de los poros no habría representado un problema para el intercambio gaseoso porque el adelgazamiento de la cáscara produce un marcado incre-

Tabla 5.5: Membrana testacea en Sauropoda

Sitios	Espesor de cáscara (μm)	Espesor de MT (μm)	Referencia
Bastus	1900	200	Kohring, 1999
Auca Mahuevo	1000-1780	370	Grellet-Tinner, 2005
Totești	1700-1800	200	Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012
Sanagasta	1200-7950	90	Fiorelli <i>et al.</i> , 2013
Tama	1200-1780	360	Esta tesis

mento de la conductancia en pocas décimas de milímetro. Por lo tanto, la presencia de una compleja red de canales laterales en los dos tercios más externos de la cáscara proveen más soporte a la hipótesis que sugiere que los huevos de Sanagasta fueron capaces de mantener estable la difusión a través de su cáscara durante su incubación dentro del sustrato, incluso cuando sufrieran la obstrucción de ciertas regiones de su sistema de canales de poro.

Las cáscaras gruesas de Sanagasta estuvieron bien adaptadas a minimizar los efectos de la erosión química y la obstrucción de poros a partir del sistema de canales en forma de embudo más complejo descrito hasta ahora. Este sistema complejo indica que la conductancia de gases de las cáscaras pudo haberse incrementado hasta siete veces más de lo que se estimó previamente (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Los poros en forma de embudo son extremadamente importantes desde el punto de vista evolutivo porque su baja resistencia a la difusión permite la disociación entre las restricciones impuestas por la respiración y aquellas relacionadas al espesor y resistencia de la cáscara. La presencia de canales de poro con forma de embudo en las cáscaras de Sanagasta podría haber facilitado el notable incremento en espesor, necesario para contrarrestar la erosión ácida desde el exterior, en su estrategia de nidificación en un ambiente hidrotermal.

Finalmente, los nuevos datos demuestran que las estimaciones previas respecto al intercambio de gases en cáscaras de huevos, usando clásicas secciones tangenciales para la estimación de A_p , representan una sobresimplificación en el caso de cáscaras de dinosaurios fósiles con complejos sistemas de canales laterales tales como los observados en las muestras de Sanagasta.

Tama

Las cascaras de huevo de titanosaurios de Tama tienen una conspicua ornamentación nodular en su superficie externa (Fig. 5.13), un carácter interpretado como responsable de evitar la obstrucción de las aberturas de los poros por parte del sedimento circundante (Grellet-Tinner *et al.*, 2006). Sin embargo, la ocurrencia de huevos completos con ornamentación fuertemente erosionada parece brindar más soporte a una hipótesis reciente, que sugiere que los nódulos de la ornamentación podrían representar un freno a la erosión ácida producida por la actividad microbiana y fúngica en condiciones de enterramiento dentro de un sustrato con gran cantidad de materia orgánica (Hechenleitner *et al.*, 2015a), una adaptación observada en los huevos de *A. lathami* (Grellet-Tinner *et al.*, 2016). La presencia de superficies externas erosionadas en las cáscaras de Tama, prestaría apoyo a la hipótesis de una

incubación en condiciones de enterramiento.

Con respecto a la caracterización de los ambientes de nidificación, el sistema de canales de poro es probablemente el carácter más informativo de la cáscara. Dado que el sistema de canales de poro facilita la difusión de gases a través de la cáscara (Paganelli, 1980), su densidad, tamaño y forma reflejan las condiciones de humedad en el ambiente de nidificación (Seymour, 1979; Williams *et al.*, 1984; Cousin, 1997; Cousin y Breton, 2000; Deeming, 2006; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Con respecto a su morfología funcional, los canales de poro verticales en forma de Y funcionan análogamente a estructuras en forma de embudo, porque la ramificación de los poros incrementa su área en sección transversal desde adentro hacia fuera de la cáscara. Sin embargo, como la difusión de gases en este tipo de poros es controlada mayoritariamente en la zona más interna de la cáscara, la erosión ácida de la superficie externa tendría una incidencia mínima en la conductancia.

Además de ser reconocidos en numerosas cáscaras de huevo de titanosaurios (Williams *et al.*, 1984; Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2012a; Bravo y Vila, 2005; Vila *et al.*, 2010c), como las de Sanagasta y Tama (Fig. 5.18), los canales de poro en forma de Y también se observan en las cáscaras de varias especies de megápodos, tales como *A. lathamii*, *L. ocellata*, *Macrocephalon maleo* y *Megapodius laperouse* (Booth y Thompson, 1991b; Grellet-Tinner *et al.*, 2016). Este carácter no es exclusivo de estas aves, sino que también se ha identificado en algunas paleognatas, como *Rhea americana* y *Struthio camelus* (Rahn *et al.*, 1979; Grellet-Tinner, 2006; Willoughby *et al.*, 2016), que incuban sus huevos en nidos abiertos. Las cáscaras de huevo de las paleognatas y las megápodos difieren en la densidad y número de poros, lo cual se refleja en su conductancia. Esta es proporcionalmente más alta en megápodos, que entierran sus huevos en un ambiente de nidificación con alta humedad relativa (Ar *et al.*, 1974; Seymour *et al.*, 1986). Sin embargo, existe un factor que es común a ambos grupos de aves y que puede comprometer el intercambio gaseoso: la obstrucción de los poros por parte del sedimento del nido. Comparados con poros simples en forma de embudo, la profusa ramificación de los poros en forma de Y reduce el riesgo de obstrucción. Teniendo en cuenta la presencia de estructuras análogas en aves actuales, especialmente los poros en Y de las cáscaras de *L. ocellata*, el sistema de canales de poro de las cáscaras de titanosaurios de Tama son congruentes con la incubación en condiciones de enterramiento dentro del sustrato. Hasta el momento, la mala preservación de las cáscaras de Tama, sumada a la falta de resolución de las imágenes obtenidas con micro-CT (20 μm /voxel) dificulta la reconstrucción precisa de su sistema de canales de poro. Por lo tanto, será necesario en el futuro incrementar la resolución y contraste de las imágenes de micro-CT, de modo que permitan profundizar en la comprensión de la fisiología de estas intrigantes cáscaras de huevo de titanosaurios. Sin embargo, la erosión de la superficie externa de estas cáscaras finas, combinada con la presencia de numerosos canales de poro en forma de Y, conectados por una red basal de canales laterales que serpentean entre las bases de las unidades de cáscara, sugieren independientemente que estos dinosaurios se adaptaron a incubar sus huevos en un ambiente de nidificación húmedo y ligeramente ácido, en condiciones de enterramiento en el sustrato.

Mientras que la autoctonía de los muchos fósiles hallados en las exposiciones de la Formación

Los Llanos ha sido cuestionada (Ezpeleta *et al.*, 2006; Dávila y Lithgow-Bertelloni, 2014), un nuevo estudio indicó que los paleosuelos portadores de fósiles fueron depositados a través de la sedimentación eólica en condiciones semi-áridas (Basilici *et al.*, 2014), un ambiente sedimentario probablemente desprovisto de potencial para transportar restos de dinosaurios. Además, el descubrimiento de huevos completos en estrecha asociación (formando acumulaciones), es también indicativo de una preservación *in situ*, en contraste con los presuntos nidos de Auca Mahuevo (ver discusión en Capítulo VI; (Chiappe *et al.*, 2004; Garrido, 2010a; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a; Jackson *et al.*, 2013; Hechenleitner *et al.*, 2015a). Al igual que en el caso de Sanagasta (Hechenleitner *et al.*, 2014b), la autoctonía de los restos hallados en Tama permite considerar el arreglo espacial de los huevos y cáscaras de huevo como el resultado de procesos biológicos (e.g. oviposición, eclosión).

Las acumulaciones de huevos de Tama exhiben en algunos casos varios huevos superpuestos, un patrón reconocido como resultante de la oviposición en un hueco excavado en el sustrato (Cousin y Breton, 2000; Vila *et al.*, 2010b, 2010c, Grellet-Tinner *et al.*, 2012a, 2012b; Hechenleitner *et al.*, 2015a), el cual limitaría que se dispersen. Más aún, la ocurrencia de múltiples acumulaciones de huevos en el mismo nivel de un perfil de paleosuelo, sugiere fuertemente que los titanosaurios de Tama practicaron la nidificación colonial, un comportamiento reproductivo común a todos los sitios de nidificación de titanosaurios conocidos (Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2012a; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Hechenleitner *et al.*, 2015a).

Aunque varios caracteres morfológicos de las cáscaras (e.g. ornamentación nodular bien desarrollada y un complejo sistema de canales de poro) y el ordenamiento espacial de los huevos de Tama soportan fuertemente la incubación dentro de un sustrato, la excavación llevada a cabo en esta localidad no ha revelado la presencia de material vegetal en la arenisca que cubría directamente las acumulaciones de huevos. Sin embargo, se han encontrado varios rizolitos en una capa ubicada apenas 0,5 m por encima de los huevos, indicando la presencia de vegetación estacional dispersa en el área de nidificación (Fig. 3.6C-D). Basado en la distribución espacial de los huevos y en la ausencia de información sedimentológica que soporte la hipótesis de nidificación en montículos hechos de vegetación, la alternativa de la nidificación en excavaciones en el sustrato tal como la observada en algunas megápodos actuales representa la estrategia de nidificación más plausible.

Las megápodos que actualmente utilizan esta estrategia de nidificación en huecos excavados incuban sus huevos aprovechando la radiación solar, la descomposición de materia orgánica o la actividad geotérmica como fuentes de calor (Jones y Birks, 1992; del Hoyo *et al.*, 1994; Harris *et al.*, 2014). Pero algunas de ellas son también conocidas por combinar y/o intercambiar cualquiera de las fuentes de calor alternativas, debido a su lábil comportamiento de nidificación (Dekker, 1989; Harris *et al.*, 2014). Aunque las trazas de raíces (e.g. rezolitos, rizocreciones y *tap roots*) son frecuentes en el área de nidificación de Tama, no hay evidencias de materia orgánica en el sedimento que contiene a los huevos. Por lo tanto, el calor generado por la descomposición de materia vegetal parece ser una hipótesis pobremente fundamentada. En contraste, la naturaleza arenosa del sedimento que circunda los huevos, combinada con la interpretación de condiciones paleoambientales áridas a semi-áridas, abo-

gan por la radiación solar como una posible fuente de calor para lograr la incubación. Curiosamente, en Tama también se observan con frecuencia silicificaciones (Ezpeleta *et al.*, 2006; Basilici *et al.*, 2014), que aquí se distinguieron especialmente en el sedimento cercano, a nivel y pocos centímetros por debajo de los huevos (Fig. 3.6E-F). Este tipo de minerales son conocidos por precipitar tanto en condiciones alcalinas bajo un régimen paleoclimático fuertemente estacional como en ambientes geotermales (Ezpeleta *et al.*, 2006). Por lo tanto esta última opción no debería ser prematuramente descartada como una posible fuente de calor alternativa, especialmente teniendo en cuenta la presencia de una cubierta vegetal en el área de nidificación y el sedimento arenoso de color claro, que limitaría la capacidad de la radiación solar para penetrar la superficie del suelo (Berndtsson *et al.*, 1996; Schlesinger y Pilmanis, 1998; Leslie y Spotila, 2001). La importancia del delicado equilibrio en la densidad de la cubierta vegetal en las áreas de nidificación de reptiles actuales se demostró con el estudio sobre una especie de plantas (*Chromolaena odorata*) que invadió grandes áreas de playa en las costas del Lago Santa Lucia, en Sudáfrica. Esta especie cubrió las arenas costeras que son el área de nidificación del cocodrilo del Nilo (*Crocodylus niloticus*). La vegetación actualmente cubre total o parcialmente amplias zonas de playa provocando un descenso de la temperatura de la arena que, a tan solo 25 cm de profundidad, baja entre 5 °C y 6 °C respecto de las áreas con buena insolación. Esto compromete severamente las posibilidades de reproducción del cocodrilo del Nilo que, como las megápodos actuales y los titanosaurios, dependen/dependieron enteramente del calor ambiental para incubar sus huevos. De modo similar, la presencia de una cubierta vegetal podría haber comprometido el desarrollo de los huevos de Tama, sobre todo debido al gran volumen de los huevos y acumulaciones de huevos. Con estas alternativas en mente y aunque el calor provisto por la descomposición de materia orgánica pueda ser descartado primariamente, la radiación solar, la actividad geotérmica o una combinación de ambas fuentes de calor son soportadas parcialmente por la información obtenida hasta ahora.

¿Especies de titanosaurios con comportamientos de nidificación distintos?

Los sitios de nidificación de Tama y Sanagasta han sido hallados en la misma unidad estratigráfica y los separan menos de 250 km en línea recta. Sin embargo, se ha visto aquí que presentan algunas similitudes, que permiten incluirlos dentro de Titanosauria, pero también exhiben notables diferencias respecto al espesor de las cáscaras (Tabla 5.4). Los huevos de Sanagasta, que tienen cáscaras mucho más gruesas, fueron depositados cerca de orificios de ventilación, manantiales y piletas termales, en el contexto de un ambiente hidrotermal (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012, 2013). Por su parte, en Tama la oviposición se dio en perfiles de paleosuelo formados en un paleoambiente semi-árido dominado por la sedimentación eólica, donde la actividad geotermal no está bien soportada por la información geológica. Por lo tanto, tanto la propia morfología de los huevos, como diversos aspectos del ambiente sedimentario brindan un fuerte respaldo a la hipótesis de que al menos dos especies diferentes de titanosaurios con distintos comportamientos de nidificación habitaron la actual provincia

de La Rioja durante el Cretácico Tardío.

CONCLUSIONES

- El cálculo de G_{H_2O} a partir de secciones tangenciales individuales no es adecuado en el caso de cáscaras de gran espesor y sistemas de canales complejos. Las estimaciones con base en el uso de micro-CT permiten calcular con un error menor la resistencia difusiva y la G_{H_2O} .
- La G_{H_2O} medida a lo largo del proceso de adelgazamiento de la cáscara de Sanagasta refleja o es comparable a la observada en megápodos actuales, aumentando exponencialmente en el último tercio del proceso de incubación.
- El sistema de canales de poro de las cáscaras de huevo de titanosaurios de Sanagasta tiene el patrón más complejo conocido hasta el momento. Las gruesas cáscaras habrían resultado ventajosas para minimizar los efectos de la erosión química y la obstrucción de poros a partir del sistema de canales de poro en forma de embudo que garantiza una gran capacidad de difusión de gases.
- Las alteraciones diagenéticas de las cáscaras de Tama no permiten por el momento la estimación de los valores de G_{H_2O} y, consecuentemente, su comparación cuantitativa con las cáscaras del sitio de Sanagasta.
- Los huevos sub-esféricos de Sanagasta y Tama presentan una serie de caracteres, i.e. cáscaras monoestratificadas, con ornamentación nodular, unidades de calcita que radian desde centros de nucleación ubicados en la base de la cáscara y con un sistema de canales de poro complejo, formado por canales verticales en forma de Y que se conectan por sus bases a través de una red de canales laterales, paralelos a la base de la cáscara, que permiten referirlos a Titanosauria.
- Los datos obtenidos permiten proponer que la estrategia de nidificación de los titanosaurios que se reprodujeron en Tama fue oviponer en excavaciones en el sustrato (paleosuelos) aprovechando posiblemente el calor solar y/o geotermal para incubar sus huevos.

CAPÍTULO VI.

ESTRATEGIAS DE NIDIFICACIÓN DE LOS TITANOSAURIA

INTRODUCCIÓN

La supervivencia de las especies depende de varios factores: disponibilidad de alimento, depredación, competencia y reproducción (Benton, 1987; Martin, 1987; Simons y Martin, 1990; Masters y Rayner, 1993; Sepkoski, 1996; Anholt y Werner, 1998; Oro y Furness, 2002; Shine, 2005; Jablonski, 2008). Así como la oviparidad liberó a los vertebrados de la dependencia del medio acuático para su reproducción, la viviparidad desconectó completamente a la incubación de los factores ambientales, maximizando el éxito reproductivo. Los arcosaurios modernos ponen huevos amnióticos en nidos y su reproducción está, por lo tanto, más condicionada por factores ambientales que la de los amniotas vivíparos. Consecuentemente, la elección del sitio de nidificación se convierte en un factor crítico, ya que los padres no pueden compensar una mala elección del medio ambiente de nidificación luego de la incubación (Shine y Harlow, 1996; Kolbe y Janzen, 2002; Kamel y Mrosovsky, 2005; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a).

Los arcosaurios modernos son conocidos por construir nidos en el suelo o en sitios elevados (e.g. árboles, acantilados rocosos). Aunque estos últimos son muy interesantes y fueron objeto de nu-

merosos estudios, incluyendo análisis filogenéticos (Collias, 1964, 1997; Winkler y Sheldon, 1993; Zyskowski y Prum, 1999; Hansell, 2000, 2007; Gill, 2007; Walsh *et al.*, 2010), no ofrecen un modelo válido para comprender la reproducción de los titanosaurios. Por lo tanto, aquí la investigación se enfoca en los nidos construidos en el suelo. Los nidos de este tipo interactúan en distinto grado con los sedimentos donde son construidos. Se reconocen entre ellos, en base a los requerimientos de temperatura y humedad para la incubación, dos tipos de estructuras: aquellas en las que los huevos son depositados en la interfaz aire-sedimento, *nidos abiertos* (*sensu* Collias, 1964); y aquellas estructuras en las que los huevos son enterrados en el sustrato, *nidos enterrados* (*sensu* Collias, 1964; Seymour y Ackerman, 1980; Larson, 1998; Jones y Göth, 2008; Brazaitis y Watanabe, 2011).

En general, las probabilidades de conservación de las estructuras de nidificación en el registro fósil son extremadamente pobres (Hasiotis *et al.*, 2007) y/o su preservación puede ser fácilmente malinterpretada. En esta tesis se propone, en consistencia con la “tafonomía del comportamiento” (Plotnick, 2012) y con base en la icnología clásica y en la biología comportamental, las siguientes definiciones para identificar y diferenciar los **nidos** de las **acumulaciones de huevos** (del inglés *egg clutches*).

Nido arcosaurio: Cualquier estructura o modificación del ambiente que es voluntariamente producida por los padres para depositar sus huevos.

Función del nido: Mediar con y optimizar el ambiente con el fin de asegurar el éxito de la incubación de los huevos y su eclosión.

Diagnosis: Una estructura identificable reconocida como el resultado del comportamiento parental de nidificación (en términos de biología comportamental) que contenga al menos restos autóctonos de huevo/s o fragmentos de cáscaras.

Objetivos específicos

Para el desarrollo de este capítulo se plantean los siguientes objetivos específicos:

Objetivo 1: Analizar la macro- y micromorfología de los huevos de titanosaurios, su contexto sedimentario y aspectos tafonómicos.

Hipótesis de trabajo 1: los titanosaurios incubaron sus huevos enterrándolos en el sustrato.

Objetivo 2: Establecer las estrategias de nidificación de los titanosaurios

Hipótesis de trabajo 2: los titanosaurios aprovecharon distintas fuentes de calor alternativas, e.g. radiación solar, descomposición de materia orgánica, geotermalismo, para incubar sus huevos, tal como lo hacen las Megapodiidae actuales.

Con estos objetivos se pretende lograr una comprensión más profunda de las razones por las cuales los titanosaurios fueron capaces de reproducirse en todos los continentes, pero utilizando sitios de nidificación específicos, caracterizados por una abundancia abrumadora de acumulaciones de hue-

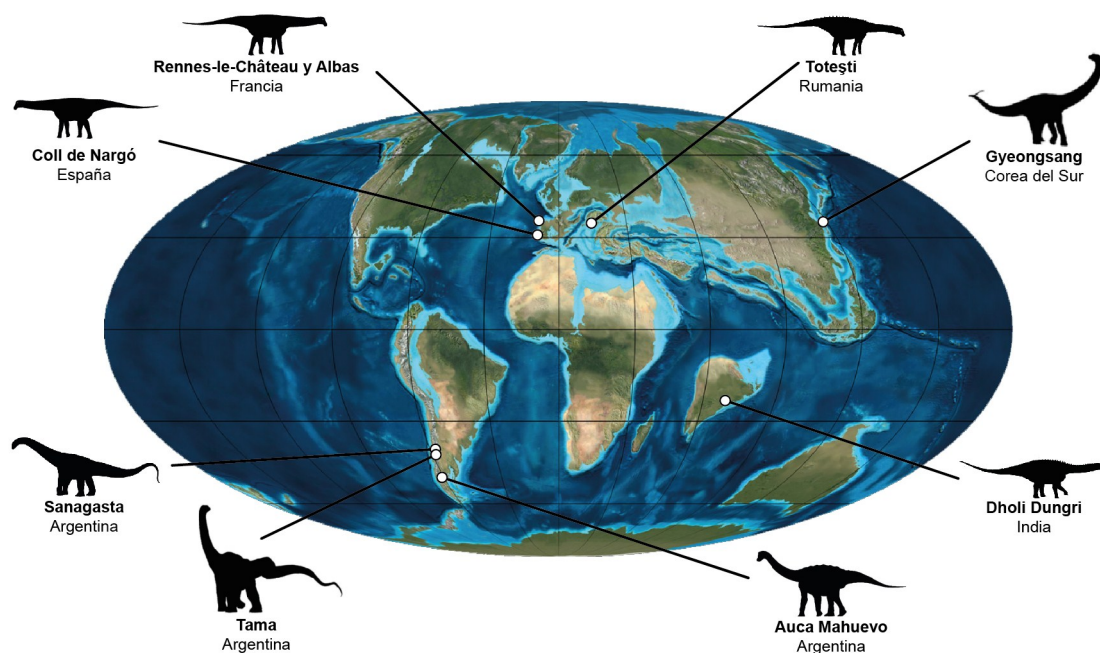


Fig. 6.1. Paleogeografía del Cretácico Superior y distribución de los sitios de nidificación de titanosaurios. Mapa modificado de Ron Blakey, Colorado Plateau Geosystems, Inc. Tomado de Hechenleitner *et al* (2015).

vos. Esta problemática será abordada mediante el análisis comparado de sitios de nidificación previamente asignados a titanosaurios (Fig. 6.1) seleccionados como casos de estudio y utilizando a las megápodas como análogos vivientes.

MÉTODOS

Tal como fuera desarrollado en el capítulo precedente, el estudio de las estrategias de nidificación en los titanosaurios requiere de un estudio integral. Además de la morfología de los huevos y cáscaras de huevo, es necesaria la combinación de un abanico de fuentes de información tales como la geometría de las acumulaciones de huevos y su distribución espacial, la descripción de los sedimentos donde ocurrió la nidificación y su contexto estratigráfico, la identificación de posibles fuentes de calor geotermal y evaluar la potencial disponibilidad de vegetación en el ambiente y las condiciones paleoclimáticas.

Es inevitable que los datos sobre algunos sitios de nidificación sean más completos que otros, ya que algunas localidades fueron investigadas con mayor intensidad y con diversos propósitos (e.g. estratigrafía, parataxonomía). La necesidad de un registro completo y preciso impide la inclusión en este estudio de, por ejemplo, los hallazgos de las cáscaras de huevo aisladas en Marruecos y Tanzania, en África (García *et al.*, 2003; Gottfried *et al.*, 2004). Es importante destacar que las localidades con restos oológicos en España son mucho más restringidas geográficamente que los sitios estudiados en América del Sur y Asia (Sellés y Vila, 2015). Por lo tanto, las más de 220 localidades con huevos y cáscaras de huevo en el sur de los Pirineos (Sellés y Vila, 2015) no son directamente comparables en términos de

escala con otras localidades de todo el mundo. Aunque no son tan cercanas como en España, muchas de las localidades reportadas en el sur de Francia también se han estudiado con fines parataxonómicos y biostratigráficos (García y Vianey-Liaud, 2001a, 2001b; Cojan *et al.*, 2003; Vianey-Liaud *et al.*, 2003) y, por lo tanto, no proporcionan suficiente información sobre la morfología y/o distribución espacial de los huevos. Otro factor a considerar es que la mayoría de los fósiles de huevos y cáscaras de huevo descubiertos durante el siglo XIX y XX no fueron recuperados con un control estratigráfico apropiado o usando técnicas de campo arqueológicas (Cousin y Breton, 2000). El mismo problema surge con las muchas localidades reportadas en China y Mongolia, que contienen un extenso registro de huevos y cáscaras de tipo megaloolitido y faveooloolitido (Carpenter y Alf, 1994; Liang *et al.*, 2009).

En esta tesis, y teniendo en cuenta los factores antes mencionados, se seleccionaron para estudio siete sitios de nidificación distribuidos en 4 continentes a los que se suman los sitios de Sanagasta y Tama descritos en el capítulo precedente. Sobre la base cuali y cuantitativa de la evidencia (Tabla S1) los sitios seleccionados son: Auca Mahuevo (Argentina), Totești (Rumania), Cuenca de Gyeongsang (Corea del Sur), Dholi Dungri (India), Rennes-le-Château y Albas (Francia) y Coll de Nargó (España). Cabe señalar que todos los sitios de nidificación seleccionados conservan material fósil autóctono y/o parautóctono, en contraste con los huevos y cáscaras de huevo hallados en litologías pertenecientes a escenarios ambientales diferentes que generan sesgos de preservación (Tabla 5.4; Apéndice 1).

Las Megapodiidae, seleccionadas como análogas modernas de nidificación, incluyen 22 especies que habitan, exclusivamente, Australia, Nueva Guinea, Micronesia, Melanesia y Polinesia (Dekker, 2007; Harris *et al.*, 2014). Estas son las únicas, entre los dinosaurios actuales que incuban sus huevos utilizando exclusivamente fuentes de calor ambiental en lugar de transferirles el calor de su propio cuerpo (Jones y Birks, 1992; del Hoyo *et al.*, 1994).

RESULTADOS

Auca Mahuevo, Argentina

La localidad fosilífera de Auca Mahuevo (Formación Anacleto, Campaniano; Dingus *et al.*, 2000), fue el primer sitio en el que se hallaron huesos y tejidos blandos de embriones *in ovo* de titanosaurios (Chiappe *et al.*, 1998, 2001; Salgado *et al.*, 2005). En años posteriores los restos fueron reidentificados como nemegtosauridos (García *et al.*, 2010). Las acumulaciones de huevos se hallaron en cuatro niveles portadores (Chiappe *et al.*, 2003, 2004) que consisten en limolitas marrón-rojizas y fangolitas moteadas (Chiappe *et al.*, 2000, 2004; Garrido, 2010a). Las mismas se depositaron en una planicie aluvial bajo un régimen climático cálido y estacional (Sander *et al.*, 2008; Garrido, 2010a).

Los huevos y cáscaras fueron descritos en detalle por Grellet-Tinner *et al.* (2004) y Grellet-Tinner (2005; Fig. 6.2A-F). Los huevos no-eclosionados de entre 13 cm y 15 cm de diámetro se hallan preservados en acumulaciones de entre 15 y 40 individuos (Chiappe *et al.*, 1998, 2000; Grellet-Tinner *et al.*, 2004). Los primeros estudios consideraron a los huevos en posición original (Chiappe *et al.*,

2003), aunque más recientemente Jackson *et al.* (2013) indicaron que las acumulaciones originales son imposibles de distinguir debido a la deformación del sedimento blando.

Las cáscaras bien preservadas alcanzan 1,3 mm de espesor y muestran una ornamentación profusa, con nódulos simples entre los que se hallan las aperturas en forma de embudo de los canales de poro verticales (Fig. 6.2A-D). Algunos de estos canales presentan un típico patrón de ramificación en Y (Fig. 6.2C-D), un carácter derivado descrito originalmente para estos huevos, pero compartido con otros titanosaurios (Tabla 5.4; Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2012a). Además, presentan una red horizontal de canales que serpentean entre las bases de las unidades estructurales, por encima de la membrana testacea.

La alta densidad de las acumulaciones de huevos (11 huevos/m²; Sander *et al.*, 2008) en los niveles #3 y #4 ha conducido a la interpretación de un comportamiento gregario y de filopatría por parte de estos titanosaurios (Chiappe *et al.*, 2000, 2003). Las áreas preferidas para la oviposición, según Garrido (2010a), fueron los depósitos de desbordamiento cerca de los canales. Paradójicamente, y pese a la gran extensión del sitio, no se reportaron estructuras de nidificación diagnósticas en estos depósitos. Por el contrario, se reconocieron seis trazas fósiles que fueron interpretadas como nidos conteniendo acumulaciones de huevos. Las estructuras fueron halladas en depósitos aluviales (Chiappe *et al.*, 2004) de un canal abandonado en el nivel portador de huevos #4 (Chiappe *et al.*, 2003; Sander *et al.*, 2008). Su ubicación se contradice por lo tanto con las áreas preferidas de nidificación, en la planicie cercana a los canales (Garrido, 2010a). Las seis estructuras de contorno sub-circular a arriñonado contienen entre 4 y 35 huevos dispuestos aleatoriamente, en una o dos hileras superpuestas. Estas varían entre 85 cm y 125 cm diámetro y entre 10 cm y 80 cm de profundidad y fueron interpretadas como nidos con rebordes (=rimmed-nests; Chiappe *et al.*, 2004; Sander *et al.*, 2008). Así, las seis asociaciones fósiles fueron referidas como nidos y se sugirió una estrategia de nidos abiertos para todo el sitio de nidificación, que además se asumió como monoespecífico (Chiappe *et al.*, 2004; Sander *et al.*, 2008). Sin embargo, una reciente re-evaluación de los presuntos nidos concluyó que las estructuras con rebordes externos corresponderían a marcas de pisadas de titanosaurios (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a) que entramparon huevos aleatoriamente durante alguna de las inundaciones episódicas que ocurrieron en la región. Esta interpretación es consistente con toda la información geológica, incluyendo la ocurrencia de huellas de titanosaurios en algunos de los niveles portadores de huevos (Garrido, 2010a). Asimismo, la elevada G_{H2O} de las cáscaras de huevo (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a), contradice la hipótesis de “nidos abiertos” (Chiappe *et al.*, 2004; Jackson *et al.*, 2008; Sander *et al.*, 2008). Como en otros titanosaurios, la morfología de los huevos de Auca Mahuevo indica que posiblemente fueron incubados en condiciones de elevada humedad relativa (Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2006).

Totești, Rumania

Grellet-Tinner *et al.* (2012b), en su trabajo sobre el primer registro de una adaptación reproductiva al enanismo insular en titanosaurios del Cretácico, examinaron un grupo de 11 acumulaciones de

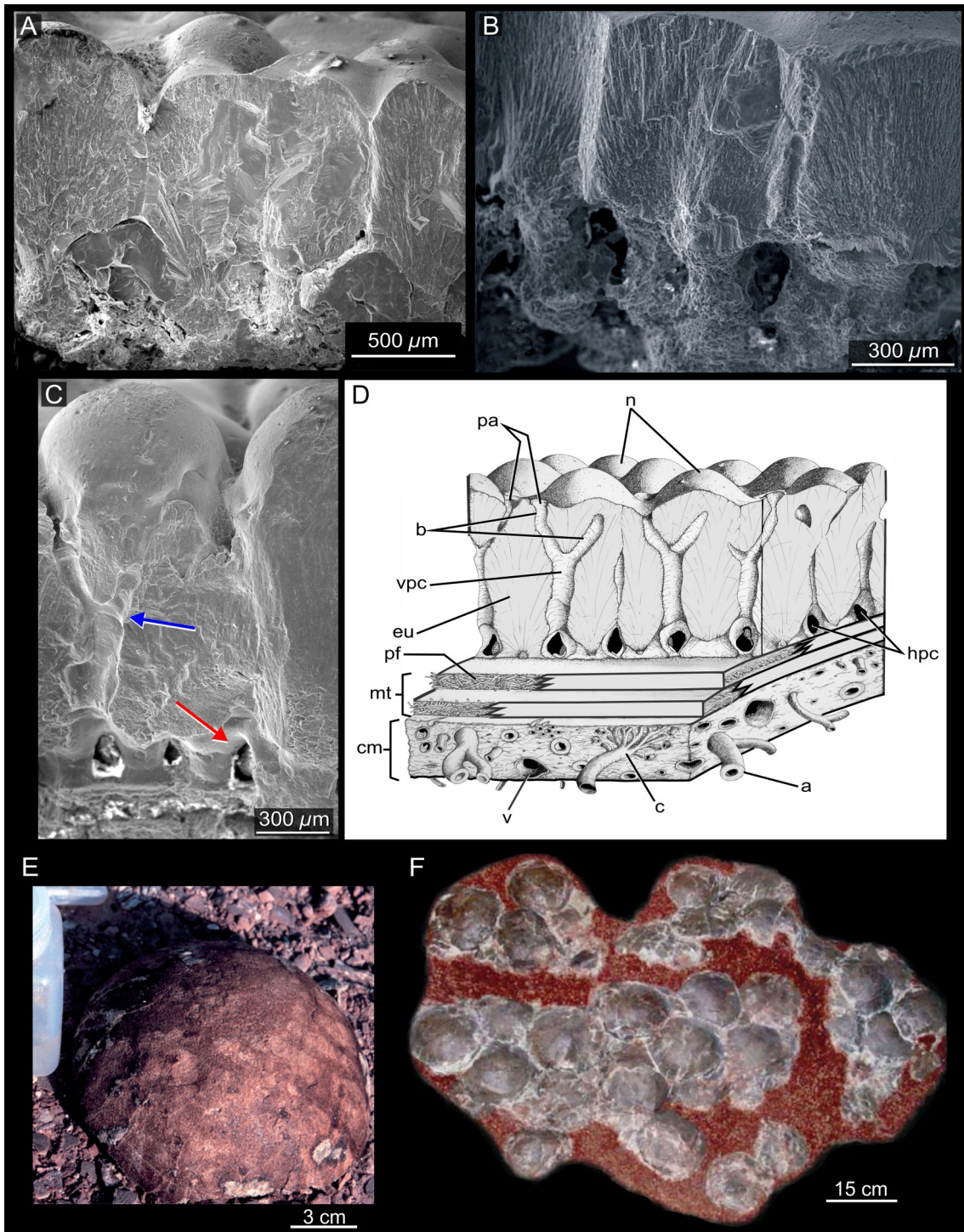


Fig. 6.2. Sitio de nidificación de Auca Mahuevo. **A-C.** Secciones radiales de cáscaras de huevo de titanosaurios (Grellet-Tinner *et al.*, 2004; Grellet-Tinner y Zaher, 2007). En C se observan dos caracteres propios de los Titanosauria, la presencia de canales de poro en forma de Y (flecha azul) y una red de canales paralelos a la base de la cáscara (flecha roja). **D.** Interpretación esquemática de una cáscara de huevo proveniente del nivel oolítico 4 (Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2012a). **E.** Huevo completo proveniente del nivel oolítico 3. **F.** Acumulación de huevos (LACM 149648) recuperados del nivel oolítico 3 (Grellet-Tinner *et al.*, 2004). Abreviaciones: a, arterias; b, ramas del canal de poro; c, capilares; cm, membrana corioalantoica; eu, unidad de cáscara; hpc, canales de poro horizontales; mt, membrana testacea; v, venas; vpc, canales de poro verticales. Tomado de Hechenleitner *et al* (2015).

huevos descubiertos en las exposiciones de la Formación Sânpetru (Maastrichtiano), en la localidad rumana de Totești (Grigorescu *et al.*, 1990; Grigorescu, 1993; Codrea *et al.*, 2002; Panaiotu y Panaiotu, 2010). Los autores reportaron la presencia de minerales propios de ambientes hidrotermales en el sistema de canales de poro de las cáscaras y la ocurrencia de actividad volcánica en la misma cuenca, sincrónica con la oviposición. De este mismo sitio se ha recuperado una gran cantidad de huesos embrionarios, asociados a varios taxa (titanosaurios, aves y lepidosaurios; Grellet-Tinner *et al.*, 2012b), cuya preservación soporta la posible ocurrencia de actividad hidrotermal relacionada al vulcanismo coetáneo de Apuseni y los Cárpatos (Russo-Săndulescu y Berza, 1979; Kräutner *et al.*, 1986; Ștefan *et al.*, 1988). Los huevos se encuentran inmersos en sedimentos de grano fino (limolitas–fangolitas) típicos de un ambiente de nidificación de baja energía (Bojar *et al.*, 2005; Grellet-Tinner *et al.*, 2012b). Estos huevos, interpretados como esféricos, se deformaron debido a compresión litostática hasta volverse sub-esféricos (Codrea *et al.*, 2002; Grellet-Tinner *et al.*, 2012b), con un típico aspecto de lenteja que recuerda al descrito para el caso de los huevos de titanosaurios de la localidad de Tama (Hechenleitner *et al.*, 2016b). Los caracteres de importancia filogenética identificados en estos huevos coinciden con los de los huevos provenientes del cuarto nivel oológico de Auca Mahuevo (Grellet-Tinner *et al.*, 2012b), identificados como titanosaurios nemegtosauridos sobre la base de sus restos embrionarios *in ovo* (García *et al.*, 2010). En síntesis, los huevos del nivel #4 de Auca Mahuevo y Totești tienen una forma y tamaño similar y sus cáscaras tienen también un espesor equivalente. Estas últimas poseen una capa estructural simple idéntica que consiste en cristales aciculares de calcita que radian desde centros de nucleación, ubicados por encima de la membrana testácea, con una ornamentación nodular similar y un sistema de canales de poro prácticamente idéntico, conformado por poros verticales en forma de Y (Fig. 6.3A-C). En ambos casos los poros presentan aperturas en forma de embudo ubicadas entre la ornamentación nodular de la superficie y se conectan por sus bases a partir de una red de canales paralelos a la membrana testacea (Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2012b).

Las acumulaciones de huevos de titanosaurios de Totești consisten en grupos de cuatro huevos en promedio que se hallan superpuestos (Fig. 6.3D) de modo similar a lo descrito para el caso de Sanaagasta y Tama, una disposición que sugiere que también fueron enterrados en el sustrato en nidos excavados (Grellet-Tinner *et al.*, 2012b). Sin embargo, tal como en los sitios de nidificación previamente descritos (Kim *et al.*, 2009a; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012, 2013; Hechenleitner *et al.*, 2016b), no se reconoció estructura de nidificación alguna. Por lo tanto, la inferencia de nidos se apoya solo en el arreglo espacial de los huevos en cada una de las acumulaciones conocidas hasta el momento.

Grellet-Tinner *et al.* (2012b) mencionaron también la presencia de otro tipo de huevos en el mismo sitio, que son más grandes y poseen diferencias a nivel macro- y micro-morfológico en sus cáscaras, lo que denota la pertenencia de (al menos) una especie adicional de dinosaurios. La presencia de varios tipos de huevos en un mismo sitio y un mismo horizonte estratigráfico podría indicar un ambiente de nidificación preferencial para los dinosaurios confinados al sistema insular de Hațeg. Independientemente de considerar la presencia exclusiva de acumulaciones de huevos de saurópodos o restos

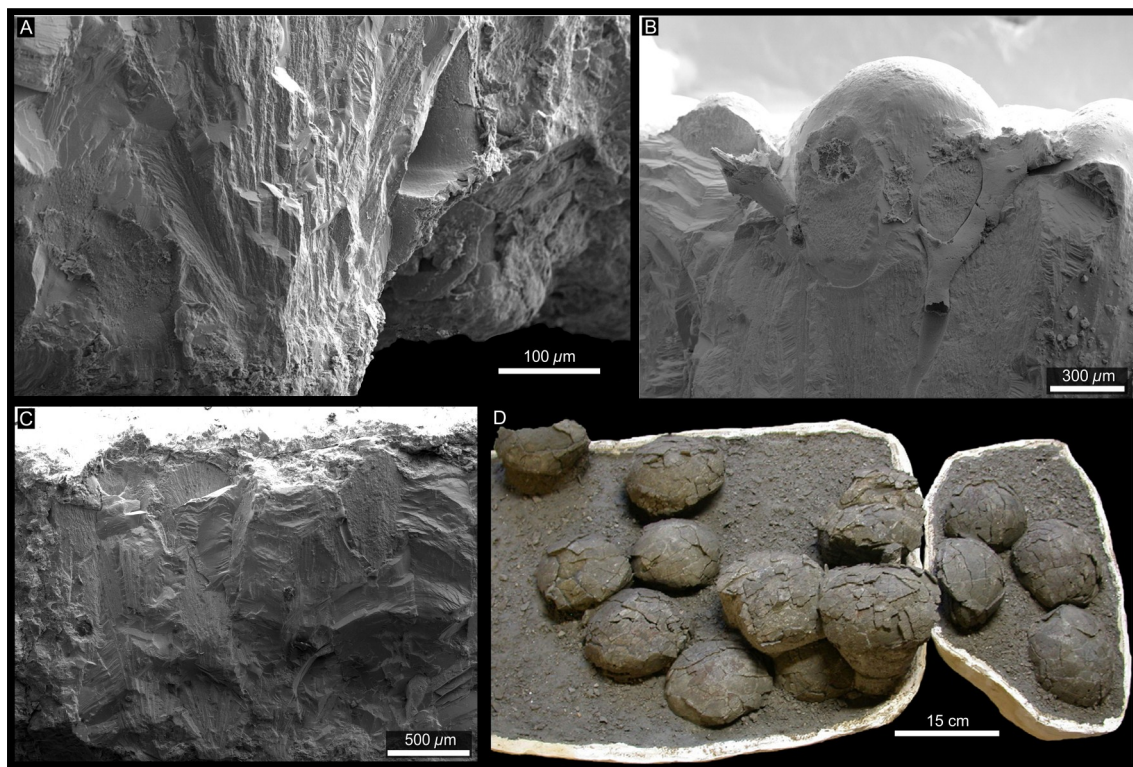


Fig. 6.3. Sitio de nidificación de Totești. **A-C.** Fragmentos de cáscaras de huevo observados con MEB. En A y C se observan los cristales de calcita radiando desde centros de nucleación en la base de la cáscara. En B se observa parte del molde que tapiza el interior de un canal de poro en forma de Y. **D.** Acumulación de huevos hallada en Totești. Tomado de Hechenleitner *et al* (2015).

mezclados de otros huevos fósiles, incluyendo especies de ornitópodos [aunque no confirmadas, a diferencia de Grigorescu (2010) y Grigorescu *et al.* (2010)], la pregunta interesante sigue siendo por qué Totești y Nălaț-Vad o Tustea (otras importantes localidades fosilíferas de la región) fueron áreas de nidificación preferencial en las islas volcánicas Cretácicas de Hațeg.

Gyeongsang, Corea del Sur

Los sitios de nidificación de la cuenca de Gyeongsang, en Corea del Sur, fueron hallados en un contexto en el que la sedimentación, vulcanismo e hidrotermalismo ocurrieron concomitantemente con la oviposición durante el Cretácico Tardío (Choi, 1986; Chough *et al.*, 2000; Choi *et al.*, 2005, 2006). El desarrollo de la cuenca durante este período fue asociado a un fenómeno de subducción en un margen continental de tipo andino (Choi, 1986). Las unidades con acumulaciones de huevos mejor conocidas son las Formaciones Shiwa y Seonso (Kim *et al.*, 2009a; 2009b). En esta última, los huevos hallados son de tipo faveooloolitido (Paik *et al.*, 2004), similares a aquellos hallados en Sanagasta, sitio con el que fueron comparados desde el punto de vista oológico y paleoambiental (Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Estos huevos, preservados en areniscas tufáceas interpretadas como depósitos de planicie de inundación relacionados a ríos meandrosos, fueron recuperados de varias localidades del Cretácico Superior surcoreano. Una de las localidades más estudiadas de Gyeongsang es Boseong. De acuerdo con des-

cripciones previas, los huevos faveoloolitidos descubiertos allí varían en diámetro, entre 15 cm y 20 cm y tienen cáscaras muy porosas de entre 1,33 mm y 2,20 mm de espesor (Huh y Zelenitsky, 2002; Kim *et al.*, 2009a).

Los análisis tafonómicos y paleoambientales llevados a cabo por Paik *et al.* (2004, 2012) dieron a conocer varias acumulaciones monoestratificadas de hasta 16 huevos. Estos aparecen en diferentes niveles de paleosuelos cálcicos, sugiriendo un comportamiento de nidificación filopátrico. A pesar de la cantidad de acumulaciones de huevos recuperados, no se encontró hasta el momento ninguna estructura de nidificación en el sedimento circundante (Kim *et al.*, 2009a). Sin embargo, Paik *et al.* (2004, 2012) sugirieron que los huevos fueron incubados dentro del sustrato, en nidos excavados. Es interesante notar aquí que el origen geológico y el desarrollo de la cuenca de Gyeongsang está relacionado a un fenómeno de subducción en un margen continental de tipo andino, con depósitos epitermales (Choi, 1986; Choi *et al.*, 2005). Teniendo en cuenta que estos últimos se relacionan con vulcanismo subaéreo o bien intrusiones someras, i.e. poco profundas (Choi *et al.*, 2005, 2006), y que los sedimentos en los que ocurrió la nidificación son localmente “tufaceos” (Paik *et al.*, 2012), Fiorelli *et al.* (2012) sugirieron que la población que nidificó en Corea del Sur también podría haber aprovechado el calor geotermal para la incubación de sus huevos. Esto indicaría que la nidificación en ambientes geotermales no se habría limitado a una población endémica de neosaurópodos, sino que fue utilizada independientemente por poblaciones de, probablemente, el mismo género.

Dholi Dungri, India

La Formación Lameta, del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de la India, es bien conocida por su extenso registro de sitios de nidificación de dinosaurios (Mohabey *et al.*, 1993; Mohabey, 1998). Esta unidad consiste en areniscas calcáreas depositadas por transporte episódico en un paleoambiente aluvial-límico relacionado a un clima semiárido y secundariamente afectado por una intensa pedogénesis (Mohabey *et al.*, 1993; Mohabey, 1998, 2005; Wilson *et al.*, 2010). Sobre esta se hallan los famosos flujos volcánicos de Deccan (= *Deccan Traps*). De las numerosas ooespecies reconocidas en la parataxonomía de huevos fósiles (Mohabey, 1998), solo tres huevos referidos a *M. dhoridungriensis* fueron directamente asociados con titanosaurios, sobre la base de su estrecha asociación con una cría parcialmente preservada, encontrada en las exposiciones cercanas a la localidad de Dholi Dungri, en Gujarat, India (Mohabey, 1998; Wilson *et al.*, 2010).

De acuerdo con Wilson *et al.* (2010), los huevos esféricos miden entre 14 cm y 18 cm de diámetro. Sus cáscaras tienen entre 2,26 mm y 2,36 mm de espesor y están compuestas por unidades de cáscara discretas similares a las de otros huevos megaloolitidos. Estos huevos tienen algunas similitudes con los de Auca Mahuevo, aunque son más grandes y tienen cáscaras más gruesas que los del sitio neuquino (Tabla 6.1). Entre las semejanzas se cuentan la forma general del huevo, la presencia de una única capa estructural compuesta por cristales de calcita radiando desde centros de nucleación ubicados en la base de la cáscara, por encima de donde se encontraría la membrana testácea, una ornamen-

tación nodular similar y una red de canales paralelos a la base de la cáscara, que interconectan a los canales de poro verticales. Estos se abren al exterior en forma de embudo. Sin embargo, no parecen tener las características ramificaciones en forma de Y y son significativamente más numerosos que los de los huevos de titanosaurios de Auca Mahuevo (Wilson *et al.*, 2010). De este modo, sus caracteres morfológicos son en general más cercanos a los de las especies no identificadas de Totești y Nălaț-Vad (Grellet-Tinner *et al.*, 2012b), con cáscaras más gruesas que las halladas en otros sitios como Tama y Auca Mahuevo.

Los huevos de titanosaurios de Dholi Dungri, que en general tienen un volumen de c.2150 cm³ y una masa de c.2300 g, aparecen aislados individualmente o en acumulaciones de hasta 12 individuos, con una masa promedio (6 a 12 huevos por grupo) de c.21000 g (Wilson *et al.*, 2010). Tal como en otros sitios de India, no se reportaron estructuras de nidificación para esta localidad (Wilson *et al.*, 2010). Sin embargo, la alta porosidad de las cáscaras sugiere que los huevos fueron incubados en condiciones de enterramiento (Sander *et al.*, 2008; Wilson *et al.*, 2010). Tandon *et al.* (1995) notaron además que algunos de los diferentes sitios de nidificación en los depósitos de Lameta parecen estar topográficamente relacionados y ampliamente distribuidos en litologías similares, lo cual es interpretado como “*a practiced sense of site selectivity*” (= ejercitado sentido de selectividad de los sitios).

Rennes-le-Château y Albas, Francia

Desde fines del 1800 se han descubierto numerosas acumulaciones de huevos atribuidas a titanosaurios en las exposiciones Cretácicas del Sur de Francia (Freynet, 1965; Kerourio, 1981; Cousin *et al.*, 1989, 1994). Sin embargo, la gran mayoría de los fósiles fueron recuperados con técnicas de campo inadecuadas y/o poco control estratigráfico (Cousin y Breton, 2000). Considerando la vital importancia de estos aspectos a la hora de caracterizar un sitio de nidificación, la descripción e interpretación se focaliza en las excavaciones detalladas de los sitios de nidificación de dos localidades del Maastrichtiano Superior que han sido excavados con técnicas arqueológicas: Rennes-le-Château (Cousin *et al.*, 1994) y Albas (Cousin y Breton, 2000).

Los huevos tienen cáscaras de hasta 2,5 mm. Como en otros sitios, varias de ellas muestran claros signos de adelgazamiento por disolución. Estos huevos también presentan las típicas estructuras nodulares en su superficie externa y unidades de cáscara esferulíticas, con delgadas líneas de crecimiento concéntricas y formadas por cristales aciculares de calcita que radian de centros de nucleación ubicados por encima de donde se encontraría la membrana testácea. Además, las cáscaras también presentan una red horizontal de canales, paralela a la base de la cáscara, y canales de poro verticales que en algunos casos presentan una red de ramificaciones formada por canales secundarios transversos y ramificaciones dicotómicas en forma de Y. Por su parte, la apertura de los poros alrededor de la base de los nódulos externos parece ser redondeada (Cousin y Breton, 2000). Estas cáscaras son similares a las cáscaras megaloolitidas de España que, de acuerdo con Jackson *et al.* (2008), tienen una alta densidad de poros y una elevada conductancia de vapor de agua, cercana a 4000 mg Torr⁻¹ día⁻¹. Estos

huevos miden entre 17 cm y 20 cm de diámetro, con un volumen de c.2100 cm³, una masa de c.2300 g y una masa para las acumulaciones de huevos que varía considerablemente: c.18500 g en Rennes-le-Château y c.35000 g en Albas. En Rennes-le-Château los huevos fueron encontrados aislados o en pequeñas hileras arqueadas, pero también en grupos de entre tres y ocho huevos (Cousin *et al.*, 1989). La excavación cuidadosa reveló que los huevos se hallan preservados *in situ* (Cousin y Breton, 2000; Cojan *et al.*, 2003) y depositados en diferentes niveles estratigráficos, por lo que se sugirió fidelidad al sitio de nidificación (Cousin *et al.*, 1989; Cousin y Breton, 2000). Cousin y Breton (2000) propusieron además que los huevos del agrupamiento hallado en Albas podrían haber sido depositados en una excavación de poca profundidad. Sin embargo, la carencia de estructuras sedimentarias diagnósticas en ambos sitios de nidificación impide la inferencia de nidos de saurópodos. Aunque el estudio de las acumulaciones de huevos del Sur de Francia no indican la presencia de materia orgánica en el sedimento circundante, Kerourio (1981) sugirió la posibilidad de incubación en montículos de vegetación. Esta hipótesis fue retomada años más tarde por Cousin y Breton (2000), quienes se basaron en la alta conductancia de las cáscaras para sostener su inferencia. No obstante, cabe destacar que los altos valores de conductancia por sí solos no implican una estrategia de nidificación en montículos, sino simplemente un ambiente de incubación con altos niveles de humedad relativa (Grellet-Tinner *et al.* 2012a).

Coll de Nargó, España

El norte de España es, probablemente, una de las regiones geográficas en las que el registro de huevos y acumulaciones de huevos de saurópodos fue más intensamente estudiado en los últimos años (Vila *et al.*, 2010a, 2010b, 2010c, 2011). Al igual que en varios de los casos precedentes, esta región fue tectónicamente activa en el momento de las oviposiciones (Puigdefàbregas *et al.*, 1992), durante el Cretácico Tardío. Estos fósiles fueron asignados, por diversos autores, a la oofamilia Megaloolithidae. Posteriormente, sobre la base de las comparaciones con los huevos con embriones *in ovo*: *M. patagonicus* (Chiappe *et al.*, 1998, 2003) y *M. dhoridungriensis* (Wilson *et al.*, 2010), fueron asignados a titanosaurios (Sander *et al.*, 2008; Vila *et al.*, 2010b, 2010c). De acuerdo con la reciente revisión (Sellés *et al.*, 2013), en la Formación Tremp (Cretácico Superior; Sander *et al.*, 2008; Vila *et al.*, 2010a, 2010b) se reconocen hasta el momento más de 30 niveles estratigráficos portadores de huevos, distribuidos en dos lithofacies en el contexto de un paleoambiente fluvial. Tanto el sedimento como los huevos muestran claras evidencias de deformación por estrés que son consistentes con la orientación de la deformación observada en la región (Puigdefàbregas *et al.*, 1992; Vila *et al.*, 2010b).

Los huevos y cáscaras fueron descritos por varios autores (Jackson *et al.*, 2008; Vila *et al.*, 2010a, 2010c; Sellés *et al.*, 2013). Aquellos mejor preservados son esféricos y alcanzan los 20 cm de diámetro (Vila *et al.*, 2010a). Sus cáscaras, de hasta 2,5 mm de espesor, muestran típicas unidades discretas con finas líneas de crecimiento concéntricas. Estas unidades están compuestas por cristales aciculares de calcita que radian desde los centros de nucleación ubicados en la base de la cáscara. Su sis-

tema de canales de poro presenta poros verticales con ramificaciones dicotómicas transversales y en forma de Y.

De acuerdo con Sellés *et al.* (2013), las 75 acumulaciones de huevos preservadas *in situ* en Pin-yes, un subsitio de la localidad de Coll de Nargó, son consistentes con la hipótesis de un comportamiento filopátrico. Por su parte, Vila *et al.* (2010a, 2010b) indicaron que estas acumulaciones podrían representar un único evento de oviposición, aunque no hay evidencias sedimentológicas claras que confirmen esta interpretación de manera independiente (Sander *et al.*, 2008). Dependiendo de su preservación y tamaño, Vila *et al.* (2010b) reconocen tres tipos de agrupaciones de huevos. Entre ellas se destaca el “tipo 1” que corresponde a las más completas y mejor preservadas, con acumulaciones de entre 20 y 28 huevos separadas unas de otras entre 3 m y 6 m y enterradas en depresiones cuya forma en planta varía desde sub-circular a arriñonada (Vila *et al.*, 2010a, 2010b). Cabe destacar que algunos trabajos previos discrepan con esta interpretación, considerando dichas acumulaciones como grupos menores de huevos superpuestos (Peitz, 1998; Sander *et al.*, 1998, 2008). Según Vila *et al.* (2010a, b) *contra* Sander *et al.* (2008), el arreglo espacial de los huevos en estas agrupaciones presuntamente completas y la alta G_{H_2O} de las cáscaras (Deeming, 2006; Jackson *et al.*, 2008) sugieren que los huevos fueron incubados en condiciones de enterramiento.

DISCUSIÓN

Estrategias de nidificación en Megapodiidae actuales

Debido a su considerable masa corporal, los titanosaurios no pueden haber incubado sus huevos con el clásico estilo aviano, recostándose sobre ellos para transferirles su calor corporal, por lo tanto necesariamente dependieron del medio externo para obtener calor. Sin embargo, no todas las aves actuales utilizan el calor corporal para incubar. Las megápodos australianas son una de las familias de aves más intrigantes, ya que exhiben la característica única entre las aves actuales (pero comúnmente inferida en arcosaurios extintos) de incubar sus huevos utilizando exclusivamente fuentes de calor externas en lugar de calor corporal (Booth y Thompson, 1991a; del Hoyo *et al.*, 1994; Boles y Ivison, 1999). Además, muestran los comportamientos de nidificación más diversificados entre los arcosaurios que anidan en el suelo (Jones y Birks, 1992; del Hoyo *et al.*, 1994), los cuales están asociados con estrategias y sitios de nidificación especie-específicos (Boles y Ivison, 1999). Estos son: (1) construcción de montículos; (2) nidificación en hoyos o excavaciones usando sitios geotermiales; (3) nidificación en hoyos o excavaciones usando playas calentadas por radiación solar; (4) nidificación en hoyos o excavaciones usando hojarasca en descomposición; (5) parasitismo de montículos. Por lo tanto, la familia Megapodiidae ofrece una aproximación válida para el estudio de la evolución de los comportamientos reproductivos en Titanosauria.

Las megápodos actuales construyen nidos monticulares sorprendentemente grandes si se los

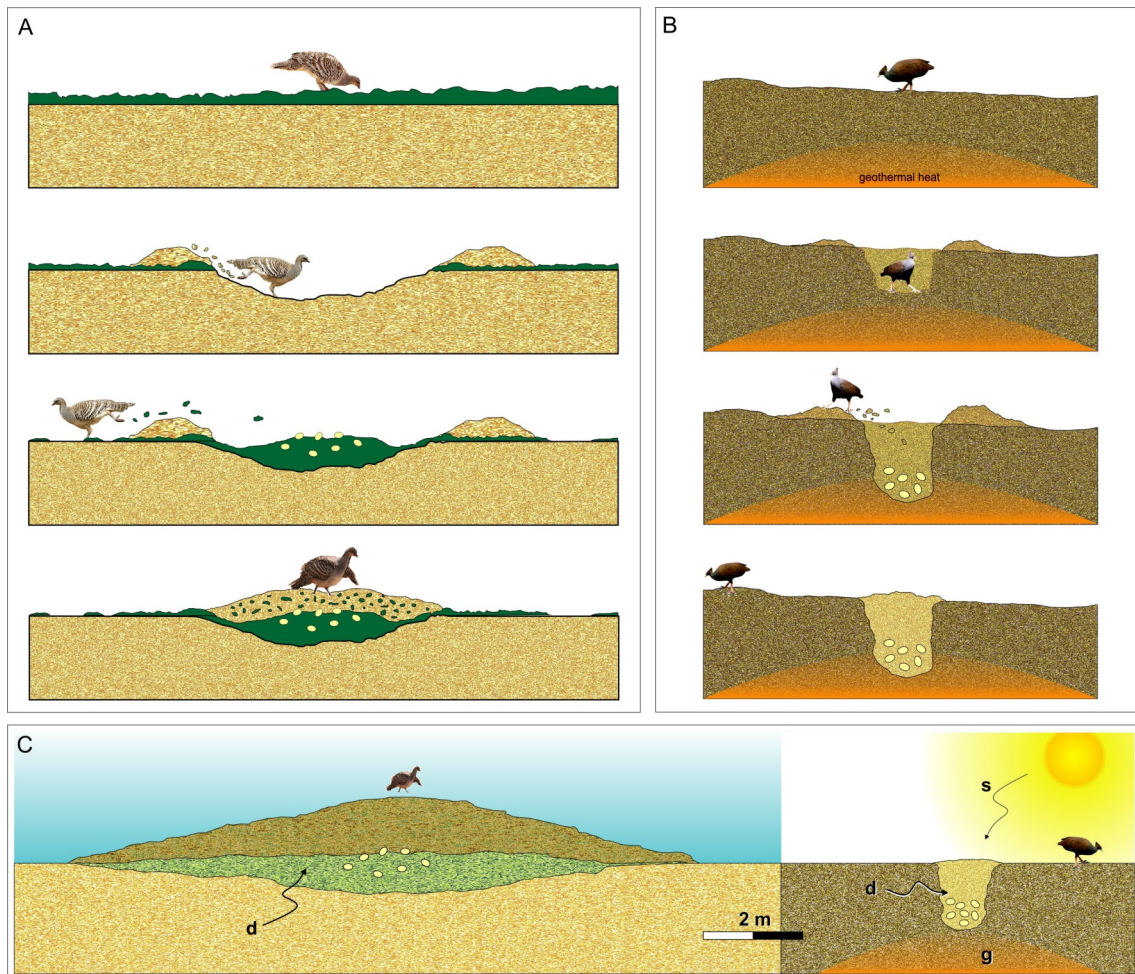


Fig. 6.5. Algunas estrategias de nidificación en megápodos actuales. **A.** Proceso de construcción de un nido monticular de *A. lathamii*. **B.** Proceso de excavación de un nido de *M. pritchardii*. **C.** Comparativa de tamaños entre un nido monticular y uno excavado en el sustrato. Las letras indican posibles fuentes externas de calor para la incubación tales como descomposición de materia orgánica (D), actividad geotérmica (G) y radiación solar (S).

compara con el tamaño de sus huevos y puestas. Aunque algunos montículos pueden alcanzar 3 m de altura, 18 m de largo y 5 m de ancho, un típico montículo de la especie *Alectura lathamii* comúnmente mide 1 m de altura y 4 m de diámetro, requiriendo de 2 a 4 toneladas de suelo mezclado con material vegetal para su construcción (Fig. 6.5A, C; Seymour y Ackerman, 1980; Jones y Birks, 1992; del Hoyo *et al.*, 1994). Por el contrario, se demostró que las estructuras menores a 0,75 m de altura y 2 m de longitud no son funcionales (Jones y Birks, 1992; del Hoyo *et al.*, 1994; Jones y Göth, 2008). Aunque los nidos monticulares de los cocodrilos alcanzan en promedio 1 m de altura y 3 m de diámetro (Joanen, 1969; Webb *et al.*, 1977; Seymour y Ackerman, 1980; Waitkuwait, 1989), es importante distinguir este tipo de montículos vegetales de aquellos construidos por las megápodos australianas. *A. lathamii* los construye en base a humus, suelo y pequeñas cantidades de materia vegetal (Fig. 6.5A, C), mientras que los construidos por otra especie, *L. ocellata*, consisten fundamentalmente de material arenoso con clastos terrígenos. En este caso, el ave construye su montículo, luego cava el centro a modo de volcán, en el que luego introduce vegetación herbácea tipo “*spinifex*” (propia de ambientes áridos y semiáridos).

dos) luego de la temporada lluviosa (Frith, 1959; Jones y Birks, 1992; Jones y Göth, 2008; G. Grellet-Tinner *com. pers.*). Los huevos son depositados dispersos alrededor del núcleo central, el cual induce suficiente calor a partir de la descomposición vegetal. A medida que la descomposición disminuye, es paulatinamente suplementada por el aumento de la temperatura ambiental de las regiones áridas de Australia (Seymour y Ackerman, 1980; del Hoyo *et al.*, 1994; Priddel y Wheeler, 2005). Aunque distintos tipos de montículos caracterizan sutiles estrategias de oviposición, hasta el momento no fue reportada evidencia de materia orgánica o incluso vegetación fosilizada en ninguno de los sitios de nidificación de titanosaurios considerados en esta investigación.

Seymour y Ackerman (1980) llamaron la atención respecto a las condiciones en el interior de los montículos construidos por arcosaurios durante la incubación, sugiriendo que la descomposición vegetal puede llegar a ser crítica en cuanto a tensión de gases. Por ejemplo, dos especies de cocodrilos actuales de tamaño corporal similar construyen montículos, pero una utiliza materia orgánica en descomposición (*Crocodylus porosus*) mientras que la otra no lo hace (*Crocodylus niloticus*), por lo que presentan diferencias respecto a tensión de gases en su interior. Estas diferencias se reflejan en el volumen de sus puestas, siendo 5,6 kg para *C. porosus* y 13,1 kg para *C. niloticus* (Seymour y Ackerman, 1980). A su vez, los montículos de las megápodos muestran limitaciones similares para el tamaño de sus puestas, relacionadas justamente al equilibrio en la presión parcial de los gases respiratorios. Cuando las puestas son grandes, tal como ocurre con los c.20 huevos de *A. lathamii*, el equilibrio en la tensión de gases, así como la temperatura dentro del montículo, dependen primariamente del control y retrabajo constante del material del montículo por parte de los padres (Seymour y Ackerman, 1980; del Hoyo *et al.*, 1994; Priddel y Wheeler, 2003). Asumiendo similares estrategias de incubación, el tamaño de los saurópodos habría impedido un retrabajo activo del montículo para compensar inestabilidades gaseosas y térmicas. Más aún, la ausencia de huellas en la mayoría de los sitios de nidificación analizados (con la excepción de Auca Mahuevo) también podría cuestionar una participación activa de los padres durante la incubación de sus huevos, tal como lo hacen actualmente *A. lathamii* y *L. ocellata*. Sin embargo, este tipo de actividades post-oviposición podrían no haber sido necesariamente requeridas, tal como ocurre en los cocodrilos actuales, que también exhiben comportamientos similares de oviposición “en masa”.

Muchas especies de megápodos, e.g. *Macrocephalon maleo*, *Eulipoa wallacei* y varias especies del género *Megapodius*, nidifican en huecos excavados en el suelo utilizando la descomposición de raíces, radiación solar y/o geotermalismo (incluido aquí el vulcanismo) como fuentes de calor a lo largo del proceso de incubación de sus huevos (Fig. 6.5B-C; Frith, 1956; Dekker y Brom, 1960; Jones y Birks, 1992; del Hoyo *et al.*, 1994; Göth y Vogel, 1997; Dekker, 2007; Bowen, 2010). Entre ellos, es notable el ejemplo de nidificación en ambientes geotermales. El Malau o “megápoda de Tonga” (*Megapodius pritchardii*), endémica de la Polinesia, cava agujeros de más de 2 m de profundidad para aprovechar el calor geotermal subterráneo (Frith, 1956; del Hoyo *et al.*, 1994; Göth y Vogel, 1997). Aunque las poblaciones de la “megápoda morena” (*Megapodius freycinet*) son clasificadas comúnmente como constructoras de montículos, nidifican exclusivamente en hoyos y explotan el geotermalismo como fuente de

calor y humedad en Nueva Bretaña y las Islas Solomon (Roper, 1983). Esta especie muestra una interesante plasticidad comportamental (Frith, 1956), aun así dependiendo exclusivamente de fuentes de calor externas. Por su parte, *E. wallacei* pone sus huevos en arenas y limos negros de origen volcánico utilizando el calor solar (del Hoyo *et al.*, 1994; Dekker, 2007) pero también es conocida por utilizar alternativas como el geotermalismo y la descomposición microbiana. Dado que los nidos excavados son menos susceptibles a la depredación que los montículos, las megápodos que nidifican de este modo pueden abandonar completamente sus nidos luego de enterrar los huevos (Dekker, 1989; del Hoyo *et al.*, 1994), una estrategia que además resulta totalmente compatible con el comportamiento de los titanosaurios inferido a partir del registro fósil, donde los sitios de nidificación eran a menudo emplazados y sincrónicos con la actividad geotermal. Paradójicamente, este tipo de nidos son excavados preferentemente en suelos blandos, arenas y cenizas volcánicas (Frith, 1956; Roper, 1983; Bowen, 2010), ambientes que dificultan la preservación de estas estructuras en el registro fósil.

En contraste con la ausencia de estructuras sedimentarias, la propia disposición de los huevos en el sedimento puede proveer información relevante acerca de la estrategia de nidificación empleada. Por ejemplo la megápoda *L. ocellata*, que construye nidos monticulares arenosos, ovipone en torno al núcleo central del montículo, donde coloca previamente algo de vegetación. Esta particular estrategia resulta en un arreglo espacial de los huevos que es relativamente compacto, con los huevos ubicados más centralmente (Hechenleitner *et al.*, 2015a; Grellet-Tinner *et al.*, 2016). En contraste, las hembras de *A. lathamii* excavan oblicuamente dentro de sus grandes montículos de suelo y hojarasca. El material que proporciona sustrato en este caso no colapsa como lo haría la arena en un montículo de *L. ocellata* (Grellet-Tinner *et al.*, 2016). Por lo tanto, los huevos pueden ser puestos de manera dispersa por todo el montículo y no sólo en torno al núcleo central como en los montículos de *L. ocellata*. Así, una estrategia implicaría un grupo compacto de huevos mientras que la otra resultaría en huevos aislados o alineados en pequeños grupos cuando el montículo es erosionado. Esta última alternativa sugiere cautela a la hora de interpretar las acumulaciones de huevos de titanosaurios, cuestionando algunas propuestas que sugieren que la ocurrencia de huevos aislados pero cercanos entre sí se debe a la mala preservación de acumulaciones mayores.

Estrategias de nidificación en Titanosauria

La tafonomía del comportamiento enfatiza la necesidad de definir las trazas fósiles en términos de la icnología clásica y la biología comportamental moderna (Plotnick, 2012). A su vez, el concepto de fidelidad comportamental, expresado como la “medida en que las trazas fósiles conservan señales originales de comportamiento” (Plotnick, 2012), permite realizar interpretaciones comportamentales contrastables con la información disponible. Considerando solamente las evidencias sedimentológicas, ninguno de los sitios de nidificación mencionados previamente muestra una estructura de nidificación fósil que resulte diagnóstica. En ausencia de evidencias directas de preservación de nidos fósiles, los huevos, su agrupamiento y distribución espacial, la morfología de las cáscaras, combinadas con la ob-

servación del sedimento circundante, proveen la única información respecto a las condiciones de temperatura y humedad durante la incubación, siendo estos los principales parámetros extrínsecos, fundamentales para el éxito de la incubación.

Los canales de poro permiten la difusión de gases y vapor de agua a través de las cáscaras de huevo (Paganelli, 1980), por lo que su tamaño, geometría y número reflejan una adaptación al hábitat donde ocurre la nidificación (Williams *et al.*, 1984; Cousin, 1997; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). La difusión de gases ocurre de acuerdo a las leyes de difusión y puede ser cuantificada por medio de la conductancia de vapor de agua o " G_{H_2O} " (Seymour, 1979). La G_{H_2O} de los huevos de aves y reptiles modernos es comúnmente obtenida midiendo la pérdida de agua con un gradiente conocido de presión de vapor a través de la cáscara (Ar *et al.*, 1974). Esta puede ser estimada en huevos fósiles a partir del análisis de la cáscara y su sistema de poros, constituyendo así un *proxy* valioso para evaluar el contenido de humedad en los nidos de dinosaurios y sus microambientes (Seymour, 1979; Seymour y Ackerman, 1980) así como también las estrategias de nidificación que emplearon los dinosaurios (Ar *et al.*, 1974; Seymour, 1979; Birchard y Kilgore, 1980; Seymour *et al.*, 1987; Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2012a; Deeming, 2006; Hechenleitner *et al.*, 2016a).

La ornamentación de las cáscaras (o su ausencia) es otra característica morfológica útil a partir de la cuál es posible hipotetizar sobre un paleoambiente de nidificación. Cousin (1997) utilizó la característica ornamentación nodular de las cáscaras de huevo del Cretácico Tardío de Francia como un indicador del sustrato, o material de nidificación, que rodea a los huevos. Este carácter fue considerado una especialización que facilita la conductancia de gases y vapor de agua a través de los poros que se encuentran alrededor y en la base de cada nódulo, evitando que las aberturas sean obstruidas por partículas del medio circundante (Sabath, 1991; Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2011; Grellet-Tinner y Zaher, 2007). Sin embargo, teniendo en cuenta la frecuencia con la que se observan superficies externas disueltas en las cáscaras de diversos sitios de nidificación, como los de Tama, Sanagasta y Auca Mahuevo, se propone aquí la hipótesis alternativa de que la ornamentación superficial habría actuado como *buffer*, reduciendo el impacto de la disolución sobre el espesor de las cáscaras.

Aunque los primeros reportes sobre el sitio de nidificación de Auca Mahuevo lo consideran una asociación fósil monoespecífica de titanosaurios nemegtosauridos, investigaciones posteriores determinaron que los titanosaurios que nidificaron en el nivel #4 de esta localidad probablemente representan una especie distinta de nemegtosauridos, cercanamente emparentados con aquellos que nidificaron en los niveles #1-3. Esta distinción halla sustento en varios caracteres morfológicos. Las cáscaras del nivel #4 son más gruesas, tienen poros en forma de Y en lugar de rectos y ornamentación con nódulos de mayor diámetro respecto a las cáscaras de los niveles #1-3 (Tabla 6.1). Esta variación a nivel específico es consistente además con un cambio en las condiciones paleoambientales. Las geodas de baritina y celestina son frecuentes en los niveles #1-3 de Auca Mahuevo (Garrido, 2010a, 2010b). Estos dos minerales son producidos fácilmente en entornos geotérmicos y evaporíticos, ambos igualmente posibles en Auca Mahuevo debido a su particular geología (Jackson *et al.*, 2013). Además, recientes análisis geoquímicos revelaron una mayor concentración de magnesio y litio en los niveles #1-3, res-

pecto del nivel #4 (Eagle *et al.*, 2015). Estos dos minerales son frecuentes en aguas salobres continentales y también podrían ser formados en condiciones de alta evaporación o geotermalismo.

La evidencia disponible hasta el momento sugiere que Auca Mahuevo habría sido elegido por una cierta especie de nemegtosauridos (niveles #1-3) por su presencia de ríos en un ambiente semiárido y finalmente, luego de un cambio en las condiciones climáticas hacia condiciones más húmedas, reemplazada por una especie cercanamente emparentada (nivel #4) con una ornamentación nodular de la cáscara más conspicua (Tabla 6.1), adaptada a un ambiente de incubación mucho más húmedo. Además, los cambios climáticos y ambientales se han visto registrados en la fábrica arcillosa de los cuatro niveles portadores de huevos de Auca Mahuevo (Jackson *et al.*, 2013). Es interesante destacar que una partición de nichos semejante se observa actualmente entre las Megapodiidae, que nidifican en Australia. Como se vio anteriormente, *A. lathamii* es una típica constructora de montículos y nidifica en ambientes costeros, mucho más húmedos que los que frecuenta si congénere *L. ocellata*, que nidifica en ambientes semiáridos del interior de Australia. Aunque ambas especies son contemporáneas su partición geográfica de nichos está relacionada a diferencias climáticas y de vegetación. Tal partición de nichos respecto a la nidificación, específica de cada taxón australiano podría explicar el reemplazo sucesivo de especies de nemegtosauridos en Auca Mahuevo, desde la adaptación a un ambiente más seco, tal como ocurre en los niveles #1-3, hacia un ambiente más húmedo, registrado hacia el tope de la unidad, en la transición hacia los sedimentos estuarino-costeros de la Formación Allen (Garrido, 2010a, 2010b). Combinado con la falta de evidencia convincente sobre actividad geotermal, aunque no completamente descartada debido al vulcanismo explosivo episódico en la región (Jackson *et al.*, 2013), los horizontes con acumulaciones de huevos y la propia estructura de las cáscaras sugieren una estrategia de nidificación en montículos con un clima más seco para los niveles #1-3, en los que los huevos presentan una ornamentación más baja, mientras que sugieren también una estrategia de nidificación en montículos pero en un ambiente mucho más húmedo para el nivel #4, donde se observan huevos con una ornamentación nodular mucho más pronunciada (Tabla 6.1).

La complejidad del sistema de canales de poro de las cáscaras de Auca Mahuevo es consistente con una adaptación morfológica a condiciones de nidificación en un microambiente con alta humedad relativa, típica de condiciones de enterramiento. El clima estacional en el ambiente semiárido en esta localidad, sumado al vulcanismo episódico en la región, contribuyeron al desarrollo de horizontes de vertisol en las áreas de planicie de inundación (Garrido, 2010a; Jackson *et al.*, 2013). Los rizolitos y trazas de raíces son frecuentes y también se hallaron algunos pequeños troncos que sugieren una abundancia florística, que habría provisto condiciones ideales para desarrollar estrategias de incubación en montículos.

En cuanto al sitio de nidificación de Totești, en Rumania, los huevos y cáscaras hallados fueron extensamente comparados con los del nivel #4 de Auca Mahuevo (Grellet-Tinner *et al.*, 2012b). Los huevos y cáscaras son casi idénticos en tamaño y espesor respectivamente. Además ambas cáscaras poseen canales de poro ramificados en Y y una red de canales laterales en la base de la cáscara. Solo discrepan ligeramente en el diámetro de los nódulos de la ornamentación externa de la cáscara, siendo

apenas más anchos en el caso de Totești. Este mayor diámetro podría sugerir que los huevos de Totești eran incubados en un ambiente con más acidez que en Auca Mahuevo, lo cual sería a su vez consistente con la presencia de minerales de origen hidrotermal rellenando los canales de poro de las cáscaras rumanas. Sin embargo, no solo el diámetro, sino también la altura de los nódulos influyen en el incremento de la superficie en contacto con el medio externo. Posiblemente futuros análisis detallados de la ornamentación con herramientas novedosas como micro-CT permitan cuantificar la influencia del diámetro, altura y densidad de nódulos en el incremento de la superficie de la cáscara.

Aunque es difícil estimar con certeza la cantidad original de huevos de las acumulaciones halladas en Auca Mahuevo (Jackson *et al.*, 2013), Grellet-Tinner *et al.* (2012b) notaron que los huevos de Hațeg aparecen en cantidades mucho menores. Al comparar con ejemplos actuales, hallaron buena correlación entre el tamaño corporal y el volumen de las puestas en varias especies de cocodrilos. Por lo tanto sugirieron que tal característica respondería a la adaptación de una especie de nemegtosauridos de Hațeg al enanismo insular. Sin embargo, el ejemplo de *C. porosus* vs. *C. niloticus*, con similar tamaño corporal pero distintos volúmenes de puestas dependiendo de la presencia de material vegetal en descomposición en el ambiente de incubación, plantean una alternativa no necesariamente excluyente. Posiblemente el menor volumen de las puestas podría ser una respuesta combinada al enanismo insular y a condiciones de pobre oxigenación, que podrían ocurrir fácilmente en un ambiente saturado de humedad, ya que la difusión del oxígeno en agua es mucho menor que en el aire. Teniendo en cuenta las similitudes morfológicas con los huevos de Auca Mahuevo, podría inferirse una estrategia de nidificación en montículos para el sitio rumano. Sin embargo, el ejemplo análogo de las megápodos sugiere que esta especie podría haber revertido con facilidad hacia una estrategia de nidos excavados en el sustrato, en la que podría haber aprovechado el calor geotermal para la incubación.

Entre los sitios de nidificación de titanosaurios revisados a lo largo de esta investigación, sólo otros dos sitios fueron previamente relacionados con geotermalismo. Los huevos de Sanagasta y los de Corea del Sur comparten caracteres tales como la alta porosidad de sus cáscaras, indicativa de microambientes de incubación extremadamente húmedos, propios de condiciones de enterramiento. El arreglo compacto de los huevos de Sanagasta, en cúmulos mono- o biestratificados, condujeron a Fiorelli *et al.* (2012) a sugerir que su incubación ocurrió en nidos excavados. Tal inferencia coincide con la estrategia sugerida por Paik *et al.* (2004, 2012) para los huevos de la Formación Seonso. Además de los caracteres morfológicos estos sitios también comparten evidencias geológicas de actividad geotérmica concomitante con la oviposición, reforzando la hipótesis de que el calor geotermal podría haber sido utilizado por varias especies de titanosaurios Cretácicos.

El ejemplo de estrategias de nidificación oportunista en ambientes geotermes representa un caso adaptativo en el que las especies evitan ambientes de nidificación térmicamente heterogéneos aprovechando condiciones geotermes que mantienen temperaturas y niveles de humedad ideales para la incubación. Tal aprovechamiento del calor geotermal ha conducido a distintas adaptaciones y estrategias en varios grupos de reptiles (Werner, 1983; Göth y Vogel, 1997; Chen *et al.*, 2001; Wu y Kam, 2005; Guo *et al.*, 2008; Huang *et al.*, 2009; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Sas *et al.*, 2010; Fiorelli

et al., 2012; Grellet-Tinner *et al.*, 2012a). Sin embargo, el caso adaptativo de los titanosaurios es el primero en ser confirmado en el registro fósil. Más aún, la evidencia obtenida independientemente en distintos sitios de nidificación sugiere que esta estrategia no correspondió a una especie aislada, sino que varias especies emparentadas podrían haber revertido a estrategias de incubación en ambientes provistos de calor geotermal cuando las condiciones ambientales fueran favorables.

Como se vio anteriormente, la propia naturaleza de los montículos de megápodos actuales pueden conducir a sutiles cambios en la distribución espacial de los huevos. Así, los montículos de material arenoso se corresponden con un arreglo más compacto de los huevos en *L. ocellata*, mientras que se distribuyen en diversos puntos del montículo en *A. lathamii*. En comparación, este último se corresponde con el patrón observado en los sitios de nidificación del Sur de Francia. Allí Cousin *et al.* (1989) y Cousin y Breton (2000) interpretaron que los pequeños grupos de huevos (entre dos y cuatro) no se hallan distribuidos aleatoriamente sino que pertenecen a “supergrupos” de hasta 15 huevos. Los supergrupos tienen un diámetro de 3,5 m (ver Fig. 10 en Cousin y Breton, 2000) y se hallan sustancialmente separados de otras acumulaciones (Cousin *et al.*, 1989; Cousin y Breton, 2000). Por su parte, las acumulaciones de pocos huevos en estrecha asociación halladas en Coll de Nargó e interpretadas por Vila *et al.* (2010b) como acumulaciones parcialmente preservadas de alrededor de 25 huevos, muestran un patrón similar. La distribución espacial de los huevos en pequeños clústeres lineales o agrupados en forma compacta, pero contenidos en áreas de contorno subcircular de hasta 2,3 m (Tabla 1; Vila *et al.*, 2010b) soportaría igualmente la hipótesis de una estrategia de nidificación en montículos o en hoyos en el sustrato (Cousin y Breton, 2000).

Los huevos y cáscaras de huevo del Cretácico Superior hallados en los sitios de nidificación del sur de Francia y norte de España que son revisados aquí, comparten muchas características. Entre ellas se destacan el tamaño del huevo, que en ambos casos llega a los 20 cm de diámetro, y el espesor de las cáscaras que aunque en el caso de los sitios franceses es menor, se ha reportado que las cáscaras fueron afectadas por procesos de disolución (Cousin y Breton, 2000). Sobre la base de secciones tangenciales individuales Jackson *et al.* (2008) obtuvieron valores de G_{H_2O} de $4000 \text{ mg Torr}^{-1} \text{ día}^{-1}$, para los huevos de la localidad de Pinyes. De manera similar, las cáscaras del sur de Francia presentan valores relativamente altos de conductancia, variando entre 1800 y $4500 \text{ mg Torr}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (Williams *et al.*, 1984), dependiendo de su preservación. Teniendo en cuenta que los valores más bajos dentro de este rango corresponden a cáscaras aparentemente mejor preservadas, los valores de G_{H_2O} para los sitios de Francia son más bajos que los de España. Aunque los valores de G_{H_2O} reportados en ambos casos son mucho más bajos que los calculados aquí para Sanagasta, es necesario destacar que buena parte de estas diferencias podrían recaer sobre la metodología empleada (clásicas secciones delgadas en contraste con análisis basados en micro-CT). Como se discutiera en el capítulo anterior, el uso de secciones tangenciales para el cálculo de áreas de los canales de poro (A_p) resulta muy impreciso en cáscaras con un complejo sistema de canales de poro. En ambos casos existen registros, en localidades cercanas, de cáscaras con un sistema de canales de poro verticales que se ramifican dicotómicamente y se interconectan en distintos niveles (Fig. 2 en Williams *et al.*, 1984; Fig. 12 en Cousin y Breton, 2000; Fig. 3 en

Bravo y Vila, 2005; Fig. 1 y 3 en Rasskin-Gutman *et al.*, 2013). Considerando estas ocurrencias es posible que la conductancia de las cáscaras de España y Francia haya sido subestimada. De todos modos, los altos valores de G_{H_2O} ya documentados para los huevos de Pinyes, en Coll de Nargó, y los de Renes-le-Château y Albas, permiten inferir un ambiente de incubación con alta humedad relativa. Aunque la evidencia disponible sugiere una incubación en condiciones de enterramiento dentro del sustrato, no se registró hasta el momento la presencia de materia orgánica en los finos sedimentos circundantes. En cuanto a los aspectos morfológicos, la considerable disolución de la ornamentación nodular en las cáscaras de Francia (Cousin y Breton, 2000) sugiere condiciones ligeramente ácidas durante la incubación. En contraste a otros sitios como Totești y Sanagasta, no se reportaron vestigios de actividad hidrotermal. Aunque la hipótesis sobre una estrategia de nidificación en montículos, originalmente propuesta por Kerourio y luego reconsiderada por Cousin y Breton (2000), resulte arriesgada y cuente actualmente con un grado de soporte muy bajo, sigue siendo la alternativa más plausible.

Contrario a los casos anteriores, no existen análisis sobre G_{H_2O} publicados para los huevos hallados en la localidad de Dholi Dungri. Sin embargo, se han documentado valores altos de G_{H_2O} en huevos hallados en otras localidades indias, variando entre 2650 y 3490 mg Torr⁻¹ día⁻¹ (Sahni *et al.*, 1994). Estos resultados son llamativamente similares a los obtenidos en cáscaras de huevo de Francia y España, sugiriendo también aquí una alta humedad relativa en el microambiente de incubación. Considerando la ornamentación nodular de las cáscaras como un buen indicador del material de nidificación circundante (Cousin y Breton, 2000), la provisión de cantidades considerables de restos de vegetación como material de construcción del nido no puede ser descartada. Aunque el sedimento en sí es suficientemente grueso como para prevenir la obstrucción de los poros, la ornamentación bien desarrollada de las cáscaras podría haber contrarrestado la erosión externa de las mismas por ácidos generados a partir de la descomposición microbiana y fúngica durante un extenso período de incubación, como en las megápodos actuales (Grellet-Tinner *et al.*, 2016). Respecto a estas últimas cabe destacar que se han identificado reptiles responsables de invadir y depredar sus nidos monticulares, entre los que se destaca el lagarto monitor (*Varanus salvator*) y algunas especies de serpientes (Dwyer, 1981; Stinson y Glass, 1992; Chandi, 2006). El lagarto monitor, por ejemplo, llega incluso a utilizar el microclima de los montículos para incubar sus propios huevos, previo a depredar los de *M. freycinet* (Chandi, 2006). Este tipo de asociación presenta notables similitudes con el caso de los huevos de titanosaurios hallados en íntima asociación con un esqueleto casi completo de la serpiente madtsoiida *Sanajeh indicus*, que según Wilson *et al.* (2010) constituye un “etofosil”, es decir, que la serpiente fue súbitamente sepultada cuando ocupaba y depredaba un nido de titanosaurio. A este hallazgo de carácter excepcional se ha sumado recientemente la ocurrencia de *Nidophis insularis*, otra especie de serpiente madtsoiida (Venczel *et al.*, 2015) pero de menor tamaño que *Sanajeh*. Al menos un ejemplar de esta especie fue hallado en asociación con una acumulación de huevos megaloolitidos, en Hațeg, Rumania. Debido a su pequeño tamaño, que permitiría descartar la depredación de los huevos, Venczel *et al.* (2015) sugirieron como hipótesis alternativa que podrían haber utilizado la vegetación de los nidos de titanosaurio como refugio o escondite. Esta hipótesis sería también consistente con la posibilidad de que estas ser-

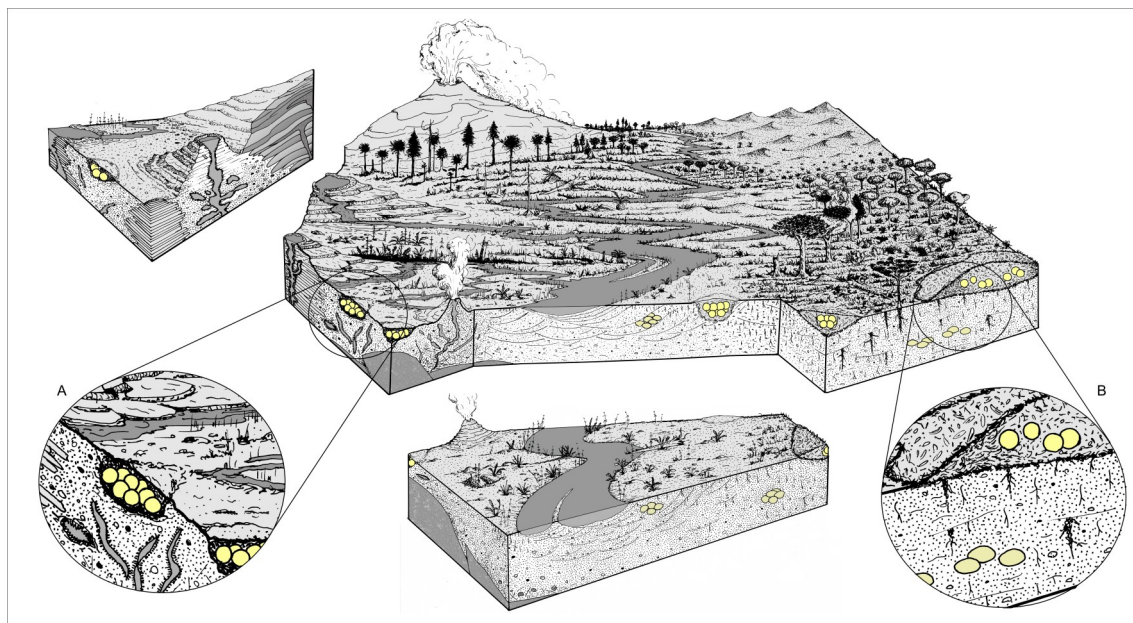


Fig. 6.6. Reconstrucción esquemática de distintos ambientes de nidificación y las estrategias de nidificación sugeridas para los titanosaurios del Cretácico. A. Detalle de nidificación en excavaciones en un ambiente geotermal. B. Detalle de nidificación en montículos de hojarasca y huevos enterrados en el perfil del suelo. Tomado de Hechenleitner *et al* (2015).

piantes pudieran aprovechar el microambiente del interior del nido como fuente de calor durante condiciones climáticas adversas. Más allá de la discusión sobre la utilización de los nidos de titanosaurios como áreas de alimentación y/o refugio, la ocurrencia de serpientes madtsioides en el interior de los nidos, sumada a la evidencia en análogos reproductivos actuales (i.e. megápodos), sugieren una estrategia de nidificación en nidos monticulares para los titanosaurios de Dholi Dungri. Más aún, las evidencias morfológicas y sedimentológicas, sumadas a la presencia de serpientes en el ambiente de nidificación y la interpretación de un ambiente semiárido, con un clima estacional para la Formación Lameta durante el Maastrichtiano (Tandon *et al.*, 1995; Tandon y Andrews, 2001; Wilson *et al.*, 2010; Prasad y Sahni, 2014), permiten inferir una estrategia de nidificación semejante a la de *A. lathami* y, por lo tanto, similar a la inferida para el nivel oológico #4 de Auca Mahuevo. Sin embargo, considerando la magnitud del vulcanismo responsable de la depositación de los *Deccan Traps*, durante el Cretácico Tardío, el geotermalismo podría ser también considerado como una fuente alternativa e igualmente plausible de calor para la incubación. Aunque Tandon *et al.* (1995) señalaron que la nidificación ocurrió de manera sincrónica con las primeras lavas de Deccan, las cuestiones relacionadas a su posible relación con episodios de vulcanismo todavía requieren mayor estudio.

Algunas especies de megápodos actuales son conocidas por cambiar sus estrategias de nidificación en montículos por alternativas menos conspicuas como la nidificación en excavaciones en el sustrato (Roper, 1983; Dekker, 1989; Harris *et al.*, 2014). Entre ellas, *M. freycinet* es una típica constructora de montículos pero también nidifica en excavaciones y explota recursos geotérmicos para obtener calor y humedad en varios sectores de su área de distribución que se solapan con las de algunos depredadores. Debido a la escases de áreas de nidificación adecuadas, las especies que nidifican en excava-

ciones en el suelo (e.g. *M. freycinet*, *M. maleo*, *M. pritchardii*) comúnmente adoptan comportamientos de nidificación colonial y filopatría (del Hoyo *et al.*, 1994; Dekker *et al.*, 2000). De manera similar, la fuerte selectividad de los ambientes de nidificación y la nidificación colonial fueron relacionadas a la masiva ocurrencia de huevos y agrupaciones de huevos en litofacies similares en algunos de los sitios de nidificación de titanosaurios mejor estudiados (Sahni *et al.*, 1994; Mohabey, 2001). Aunque varias especies de titanosaurios podrían haber adoptado estrategias de nidificación dependiendo de varios estilos de nidos monticulares, es enteramente plausible que algunas de ellas puedan haber revertido a comportamientos oportunistas cuando fuera posible (Fig. 6.6A-B), particularmente en escenarios como el de Totești (Grellet-Tinner *et al.*, 2012b), Dholi Dungri (Tandon *et al.*, 1995) y Auca Mahuevo (Jackson *et al.*, 2013), donde el vulcanismo y los procesos asociados fueron contemporáneos con la nidificación de los titanosaurios.

CONCLUSIONES

- Los huevos de todos los sitios de nidificación de Titanosauria estudiados en esta tesis tienen cáscaras muy porosas y son hallados típicamente agrupados en forma compacta en cúmulos con dos capas de huevos. Ambas características son indicativas de incubación en condiciones de sepultamiento dentro de un sustrato (e.g. suelo, hojarasca en descomposición, arena). La información permite descartar la posibilidad de nidos expuestos, en condiciones sub-aéreas, tal como había sido sugerido originalmente para el caso de Auca Mahuevo.
- Los titanosaurios depositaron sus huevos en áreas de nidificación comunal, enterrándolos en el sustrato, en planicies de inundación de ríos (e.g. Auca Mahuevo), en ambientes hidrotermales (e.g. Sanagasta, Gyeongsang, Totești) y en áreas próximas a humedales desérticos (e.g. Tama, Dholi Dungri), aprovechando fuentes de calor alternativas tales como geotermalismo, descomposición de materia orgánica y radiación solar. Tales estrategias de nidificación son análogas a las que utilizan diversas especies de megápodos actuales, en Australia, Nueva Guinea, Micronesia, Melanesia y Polinesia.

CAPÍTULO VII.

CONCLUSIÓN GENERAL

Como fuera descripto en los capítulos precedentes, a lo largo de esta investigación se abordaron distintas problemáticas de carácter paleontológico y geológico, siempre tomando como eje central al registro de dinosaurios saurópodos (específicamente titanosaurios) de la Formación Los Llanos.

En lo referido a los aspectos geológicos, y con el objetivo de definir el contexto paleoambiental en el que se emplazaron los distintos sitios de nidificación de titanosaurios, se reevaluaron las características sedimentológicas y estratigráficas de la Formación Los Llanos en los afloramientos de la localidad de Tama. La contrastación de las hipótesis de trabajo propuestas (Capítulo III) permitió obtener los siguientes resultados:

- se redefinió el límite inferior de la unidad, que queda entonces compuesta por perfiles de paleosuelos amalgamados con escasos niveles de conglomerados arenosos.
- Las características sedimentológicas observadas en la localidad tipo sugieren, al igual que en Sanagasta, condiciones paleoclimáticas semi-áridas para el momento de la depositación, sin embargo las condiciones paleoambientales en las que ocurrió la oviposición de huevos de titanosaurios fueron distintas en cada sitio. En Sanagasta la nidificación ocurrió en un paleoambiente hidrotermal, mientras que en Tama se dio en paleosuelos pobremente desarrollados con

buena disponibilidad de humedad, que les permitió soportar una cubierta vegetal dominada por hierbas, arbustos y, posiblemente, árboles.

- Se restableció la edad de la Formación Los Llanos en Tama, al asignarla al Cretácico Superior, tal como fuera originalmente propuesto por Bodenbender (1911). Esta interpretación es sustentada por la presencia de restos autóctonos de vertebrados fósiles típicamente hallados en localidades fosilíferas del Cretácico Superior de Sudamérica y por la presencia de una asociación de microfósiles integrada por carofitas y ostrácodos de agua dulce. La ocurrencia de especies como *I. triebeli* y *W. neocretacea* sugieren restringir la edad de los afloramientos de Tama al Campaniano.

Por último, la reinterpretación de la Formación Los Llanos como Cretácica, indica que el modelo geotectónico propuesto por Dávila y Lithgow-Bertelloni (2013) no refleja la historia del relleno sedimentario de la cuenca de La Rioja en el área comprendida entre las Sierras de Velasco y Los Llanos. Los múltiples restos fósiles autóctonos de edad cretácica demuestran que la depositación de la Formación Los Llanos no resultó de procesos geodinámicos miocenos.

En lo que respecta a los aspectos paleontológicos, la contrastación de las hipótesis de trabajo propuestas resultaron en:

- La descripción e identificación de los individuos recuperados de los afloramientos de la Formación Los Llanos en Tama como Lithostrotia no saltasaurinos. Aunque es difícil establecer posibles relaciones con el material hallado en la Quebrada de Santo Domingo (Formación Ciénaga del Río Huaco), existen diferencias evidentes entre las vértebras caudales halladas en esta localidad y las del espécimen CRILAR-Pv 518.
- El análisis de las cáscaras de huevo halladas en este sitio, basado en la novedosa técnica de microtomografía computada de alta resolución (micro-CT), permitió referir los restos al clado Titanosauria.
- El análisis de la microestructura de la cáscara demostró que el sistema de canales de poro de las cáscaras de huevo de titanosaurios de Sanagasta tiene el patrón más complejo conocido hasta el momento. Las gruesas cáscaras habrían resultado ventajosas para minimizar los efectos de la erosión química y la obstrucción de poros a partir del sistema de canales de poro en forma de embudo que garantiza una gran capacidad de difusión de gases.
- El estudio detallado del sitio de nidificación de Tama, contemporáneo con el de Sanagasta, permitió confirmar que una especie adicional de titanosaurios nidificó en La Rioja, utilizando una estrategia de nidificación diferente a la sugerida para Sanagasta. En Tama, la información sugiere una estrategia de nidificación en excavaciones en el sustrato (paleosuelos) aprovechando posiblemente el calor solar y/o geotermal para incubar los huevos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abel, R.L., Laurini, C.R. y Richter, M. 2012. A palaeobiologist's guide to 'virtual' micro-CT preparation. *Palaeontologia Electronica* 15.
- Accarie, H., Beaudoin, B., Dejax, J., Friès, G., Michard, J. y Taquet, P. 1995. Discovery of a new theropod dinosaur (*Genusaurus sisteronis* n.g., n.sp.) in the marine Albian of Sisteron (Alps of Haute-Provence, France) and the extension of the ceratosaur lineage into the Lower Cretaceous. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences* 320: 327–334.
- Alasino, P.H., Dahlquist, J.A., Pankhurst, R.J., Galindo, C., Casquet, C., Rapela, C.W., Larrovere, M. A. y Fanning, C.M. 2012. Early Carboniferous sub- to mid-alkaline magmatism in the Eastern Sierras Pampeanas, NW Argentina: a record of crustal growth by the incorporation of mantle-derived material in an extensional setting. *Gondwana Research* 22, 992–1008.
- Alonso-Zarza, A.M., Genise, J.F. y Verde, M. 2011. Sedimentology, diagenesis and ichnology of Cretaceous and Palaeogene calcretes and palustrine carbonates from Uruguay. *Sedimentary Geology* 236: 45–61.
- Anderson, J.F., Hall-Martin, A. y Russell, D.A. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds, and dinosaurs. *Journal of Zoology* 207: 53–61.
- Anholt, B.R. y Werner, E.E. 1998. Predictable changes in predation mortality as a consequence of changes in food availability and predation risk. *Evolutionary Ecology* 12: 729–738.
- Ar, A. y Rahn, H. 1985. Pores in avian eggshells: gas conductance, gas exchange and embryonic growth rate. *Respiration Physiology* 61: 1–20.
- Ar, A., Paganelli, C. V., Reeves, R.B., Greene, D.G. y Rahn, H. 1974. The avian egg: water vapor conductance, shell thickness, and functional pore area. *The Condor* 76: 153–158.
- Arcucci, A.B., Marcicano, C.A. y Caselli, A.T. 2004. Tetrapod association and palaeoenvironment of the Los Colorados Formation (Argentina): a significant sample from Western Gondwana at the end of the Triassic. *Geobios* 37: 557–568.
- Arcucci, A.B., Marsicano, C.A. y Coria, R.A. 2005. Una nueva localidad fosilífera en el Cretácico de la Precordillera de La Rioja. *Ameghiniana* 42: 60R.
- Argañaraz, E., Grellet-Tinner, G., Fiorelli, L.E., Krause, L.M. y Rauhut, O.W.H. 2013. Huevos de saurópodos del Aptiano–Albiano, Formación Cerro Barcino (Patagonia, Argentina): Un enigma paleoambiental y paleobiológico. *Ameghiniana* 50: 33–50.
- Basilici, G., Fiorelli, L.E., Hechenleitner, E.M. y Grellet-Tinner, G. 2014. Cumulative palaeosols: a particu-

- lar geological conditions for ‘accumulation’ of sauropods eggs (Upper Cretaceous, Tama, La Rioja). *International Sedimentological Congress 2014* 232090.
- Bates, K.T., Mannion, P.D., Falkingham, P.L., Brusatte, S.L., Hutchinson, J.R., Otero, A., Sellers, W.I., Sullivan, C., Stevens, K.A. and Allen, V. 2016. Temporal and phylogenetic evolution of the sauropod dinosaur body plan. *Royal Society Open Science* 3: 150636.
- Becker, T.P., Summa, L.L., Ducea, M.N. y Karner, G.D. 2015. Temporal growth of the Puna Plateau and its bearing on the post – Salta Rift system subsidence of the Andean foreland basin at 25° 30’ S. *Geological Society of America Memoir* 212 407–433.
- Bense, F.A., Löbens, S., Dunkl, I., Wemmer, K. y Siegesmund, S. 2013. Is the exhumation of the Sierras Pampeanas only related to Neogene flat-slab subduction? Implications from a multi-thermochronological approach. *Journal of South American Earth Sciences* 48: 123–144.
- Benson, R.B.J., Campione, N.E., Carrano, M.T., Mannion, P.D., Sullivan, C., Upchurch, P. y Evans, D.C. 2014. Rates of dinosaur body mass evolution indicate 170 Million years of sustained ecological innovation on the avian stem lineage. *PLoS Biology* 12: e1001853.
- Benton, M.J. 1987. Progress and competition in macroevolution. *Biological Reviews* 62: 305–338.
- Benton, M.J., Csiki, Z., Grigorescu, D., Redelstorff, R., Sander, P.M., Stein, K. y Weishampel, D.B. 2010. Dinosaurs and the island rule: the dwarfed dinosaurs from Hațeg Island. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 438–454.
- Berndtsson, R., Nodomi, K., Yasuda, H., Persson, T., Chen, H. y Jinno, K. 1996. Soil water and temperature patterns in an arid desert dune sand. *Journal of Hydrology* 185: 221–240.
- Birchard, G.F. y Kilgore, D.L.J. 1980. Conductance of water vapor in eggs of burrowing and nonburrowing birds: implications for embryonic gas exchange. *Physiological Zoology* 53: 284–292.
- Board, R.G. y Sparks, N.H. 1991. Shell structure and formation in avian eggs. En: *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 71–86.
- Bodenbender, G. 1911. Constitución Geológica de la parte meridional de La Rioja y regiones limítrofes, República Argentina. *Boletín de La Academia Nacional de Ciencias* 19: 5–220.
- Bojar, A.-V., Grigorescu, D., Ottner, F. y Csiki, Z. 2005. Palaeoenvironmental interpretation of dinosaur- and mammal-bearing continental Maastrichtian deposits, Hațeg basin, Romania. *Geological Quarterly* 49: 205–222.
- Boles, W.E. y Ivison, T.J. 1999. A new genus of dwarf megapode (Galliformes: Megapodiidae) from the Late Oligocene of Central Australia. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 89: 199–206.
- Bonaparte, J.F. 1971. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Ar-

- gentina (Triásico Superior). I Parte. *Opera Lilloana* 22: 1–184.
- Bonaparte, J.F. 1978. *El Mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos*, *Opera Lilloana*. San Miguel de Tucumán, 596 pp.
- Bonaparte, J.F. 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. *National Geographic Research and Exploration* 1: 149–151.
- Bonaparte, J.F. y Coria, R.A. 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30: 271–282.
- Booth, D. 1989. Regional changes in shell thickness, shell conductance, and pore structure during incubation in eggs of the Mute Swan. *Physiological Zoology* 62: 607–620.
- Booth, D.T. y Seymour, R.S. 1987. Effect of eggshell thinning on water vapor conductance of mallard eggs. *The Condor* 89: 453–459.
- Booth, D.T. y Thompson, M.B. 1991. A comparison of reptilian eggs with those of megapode birds. En: Deeming, D.C. y M.W.J. Ferguson (Eds.), *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*, Cambridge University Press, pp. 325–344.
- Bordas, A.F. 1941. Nuevos restos fósiles de la Formación de Los Llanos (San Luis). *Physis* 19: 23–27.
- Bowen, J. 2010. Notes on the Vanuatu Megapode *Megapodius layardi* on Ambrym, Vanuatu. *Bird Conservation International* 6: 401–408.
- Bravo, A.M. y Vila, B. 2005. Restos de huevos de dinosaurio en el Cretácico Superior del sinclinal de Vallcebre (Berguedà, provincia de Barcelona). *Revista Española de Paleontología* 10: 49–57.
- Brazaitis, P. y Watanabe, M.E. 2011. Crocodilian behaviour: a window to dinosaur behaviour? *Historical Biology* 23: 73–90.
- Calvo, J.O. y Bonaparte, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 303–310.
- Calvo, J.O. y Porfiri, J.D. 2010. *Panamericansaurus schroederi* gen. nov. sp. nov. Un nuevo Sauropoda (Titanosauridae-Aeolosaurini) de la Provincia del Neuquén, Cretácico Superior de Patagonia, Argentina. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities Research Medium* 1: 100–115.
- Caminos, R. 1979. Sierras Pampeanas de Tucumán, Catamarca, La Rioja y San Juan. En: Turner, J.C.M. (Ed.): *Segundo Simposio Geología Regional Argentina*, pp. 41–80. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.
- Canale, J.I., Scanferla, C.A., Agnolin, F.L. y Novas, F.E. 2009. New carnivorous dinosaur from the Late

- Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of abelisaurid theropods. *Die Naturwissenschaften* 96: 409–14.
- Carballido, J.L., Pol, D., Parra Ruge, M.L., Padilla Bernal, S., Páramo-Fonseca, M.E. y Etayo-Serna, F. 2015. A new Early Cretaceous brachiosaurid (Dinosauria, Neosauropoda) from northwestern Gondwana (Villa de Leiva, Colombia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 35: e980505.
- Carignano, A.P., Hechenleitner, E.M. y Fiorelli, L.E. 2013. Hallazgo de ostrácodos (Crustacea) Cretácicos continentales en la Formación Los Llanos, localidad de Tama, La Rioja. *Ameghiniana* 50 (suppl): R39.
- Carpenter, K. y Alf, K. 1994. Global distribution on dinosaur eggs, nests and babies. En: Carpenter, K., K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*, Cambridge University Press, United States of America, pp. 15–30.
- Carrano, M.T. 2007. The appendicular skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology* 8: 164–179.
- Casa, A.L., Yamin, M.G., Cegarra, M.I., Coppolecchia, M. y Costa, C.H. 2010. Deformación cuaternaria asociada al frente de levantamiento oriental de las sierras de Velasco y Ambato, Sierras Pampeanas occidentales. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 67: 425–438.
- Casadío, S., Manera, T., Parras, A. y Montalvo, C.I. 2002. Huevos de dinosaurios (Faveoololithidae) del Cretácico Superior de la cuenca del Colorado, provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 39: 285–293.
- Cerda, I.A., Paulina Carabajal, A., Salgado, L., Coria, R.A., Reguero, M.A., Tambussi, C.P. y Moly, J.J. 2012. The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. *Naturwissenschaften* 99: 83–7.
- Chandi, M. 2006. The use and knowledge of herpetofauna on little Nicobar Island, India. *Conservation and Society* 4: 155–165.
- Chen, T.C., Kam, Y.C. y Lin, Y.S. 2001. Thermal physiology and reproductive phenology of *Buergeria japonica* (Rhacophoridae) breeding in a stream and a geothermal hot spring in Taiwán. *Zoological Science* 18: 591–596.
- Chiappe, L.M., Salgado, L. y Coria, R.A. 2001. Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaurs. *Science* 293: 2444–2446.
- Chiappe, L.M., Coria, R.A., Jackson, F. y Dingus, L. 2003. The Late Cretaceous nesting site of Auca Mahuevo (Patagonia, Argentina): eggs, nests, and embryos of titanosaurian sauropods. *Palaeovertebrata* 32: 97–108.
- Chiappe, L.M., Coria, R., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. y Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 258–261.

- Chiappe, L.M., Schmitt, J.G., Jackson, F.D., Garrido, A.C., Dingus, L. y Grellet-Tinner, G. 2004. Nest structure for sauropods: sedimentary criteria for recognition of dinosaur nesting traces. *Palaaios* 19: 89–95.
- Chiappe, L.M., Dingus, L., Jackson, F.D., Grellet-Tinner, G., Aspinall, R., Clarke, J., Coria, R.A., Garrido, A.C. y Loope, D.B. 2000. Sauropod eggs and embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *First International Symposium on Dinosaur Eggs and babies/Extended Abstracts* 23–29.
- Choi, H.I. 1986. Sedimentation and evolution of the Cretaceous Gyeongsang Basin, southeastern Korea. *Journal of the Geological Society* 143: 29–40.
- Choi, S.-G., Pak, S.J., Kim, C.S., Ryu, I.-C. y Wee, S.-M. 2006. The origin and evolution of mineralizing fluids in the Cretaceous Gyeongsang Basin, Southeastern Korea. *Journal of Geochemical Exploration* 89: 61–64.
- Choi, S.-G., Ryu, I.-C., Pak, S.J., Wee, S.-M., Kim, C.S. y Park, M.-E. 2005. Cretaceous epithermal gold–silver mineralization and geodynamic environment, Korea. *Ore Geology Reviews* 26: 115–135.
- Chough, S.K., Kwon, S.-T., Ree, J.-H. y Choi, D.K. 2000. Tectonic and sedimentary evolution of the Korean peninsula: a review and new view. *Earth-Science Reviews* 52: 175–235.
- Ciccioli, P.L., Ballent, S., Tedesco, A.M., Barreda, V. y Limarino, C.O. 2005. Hallazgo de depósitos cretácicos en la Precordillera de La Rioja (Formación Ciénaga del Río Huaco). *Revista de La Asociación Geológica Argentina* 60: 122–131.
- Clayburn, J.K., Smith, D.L. y Hayward, J.L. 2004. Taphonomic effects of pH and temperature on extant avian dinosaur eggshell. *Palaaios* 19: 170–177.
- Codrea, V., Smith, T., Dica, P., Folie, A., Garcia, G., Godefroit, P. y Van Itterbeeck, J. 2002. Dinosaur egg nests, mammals and other vertebrates from a new Maastrichtian site of the Hăţeg Basin (Romania). *Comptes Rendus Palevol* 1: 173–180.
- Cojan, I., Renard, M. y Emmanuel, L. 2003. Palaeoenvironmental reconstruction of dinosaur nesting sites based on a geochemical approach to eggshells and associated palaeosols (Maastrichtian, Provence Basin, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 191: 111–138.
- Collias, N.E. 1964. The evolution of nests and nest-building in birds. *American Zoologist* 4: 175–190.
- Collias, N.E. 1997. On the origin and evolution of nest building by passerine birds. *The Condor* 99: 253–270.
- Cooper, D., Turinsky, A., Sensen, C. y Hallgrímsson, B. 2007. Effect of voxel size on 3D micro-CT analysis of cortical bone porosity. *Calcified Tissue International* 80: 211–219.
- Coria, R.A., Chiappe, L.M. y Dingus, L. 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*

tology 22: 460–465.

- Cousin, R. 1997. Les gisements d'œufs de dinosauriens des Hautes Corbières et des Corbières Orientales (Aude): Ponte, nidification, microstructure des coquilles. *Bulletin de La Société d'Études Scientifiques de l'Aude* 97: 29–46.
- Cousin, R. y Breton, G. 2000. A precise and complete excavation is necessary to demonstrate a dinosaur clutch structure. *First International Symposium on Dinosaur Eggs and babies/Extended Abstracts* 31–42.
- Cousin, R., Breton, G., Fournier, R. y Watte, J.-P. 1989. Dinosaur egg-laying and nesting: the case of an Upper Maastrichtian site at Rennes-Le-Chateau (Aude, France). *Historical Biology* 2: 157–167.
- Cousin, R., Breton, G., Fournier, R. y Watte, J.-P. 1994. Dinosaur egg-laying and nesting in France. En: Carpenter, K., K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 56–74.
- Csiki, Z., Codrea, V., Jipa-Murzea, C. y Godefroit, P. 2010. A partial titanosaur (Sauropoda, Dinosauria) skeleton from the Maastrichtian of Nălaț-Vad, Hațeg Basin, Romania. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Abhandlungen* 258: 297–324.
- Curry Rogers, K.A. 2009. The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1046–1086.
- Curry-Rogers, K. y Wilson, J.A. 2005. *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, 349 pp.
- Curry-Rogers, K.A. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. En: Curry-Rogers, K.A. y J.A. Wilson (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California Press, pp. 50–103.
- Dahlquist, J.A., Alasino, P.H., Eby, G.N., Galindo, C., Casquet, C. 2010. Fault controlled Carboniferous A-type magmatism in the proto-Andean foreland (Sierras Pampeanas, Argentina): geochemical constraints and petrogenesis. *Lithos* 115, 65–81.
- Dávila, F.M. y Lithgow-Bertelloni, C. 2013. Dynamic topography in South America. *Journal of South American Earth Sciences* 43: 127–144.
- Dávila, F.M. y Lithgow-Bertelloni, C. 2014. Reply to comment on 'dynamic topography in South America' by Hechenleitner, Fiorelli, Larrovere, Grellet-Tinnera, and Carignano. *Journal of South American Earth Sciences* 50: 95–96.
- Dávila, F.M. y Lithgow-Bertelloni, C. 2015. Dynamic uplift during slab flattening. *Earth and Planetary Science Letters* 425: 34–43.
- Dávila F.M., Lithgow-Bertelloni, C. y Giménez M. 2010. Tectonic and dynamic controls on the topography and subsidence of the Argentine Pampas: The role of the flat slab. *Earth and Planetary*

Science Letters 295: 187–194.

Dávila, F.M., Astini, R.A., Jordan, T.E., Gehrels, G. y Ezpeleta, M. 2007. Miocene forebulge development previous to broken foreland partitioning in the southern Central Andes, west-central Argentina. *Tectonics* 26: 1–17.

De Iuliis, G. y Pulerà, D. 2007. *The Dissection of Vertebrates: A Laboratory Manual*. Elsevier, 275 pp.

de Valais S., Apesteguía, S. y Udrizar Sauthier, D. 2003. Nuevas evidencias de dinosaurios de la Formación Puerto Yeruá (Cretácico), Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 40: 631–635.

Deeming, D.C. 2006. Ultrastructural and functional morphology of eggshells supports the idea that dinosaur eggs were incubated buried in a substrate. *Palaeontology* 49: 171–185.

Dekker, R.W.R.J. 1989. Predation and the western limits of megapode distribution (Megapodiidae; Aves). *Journal of Biogeography* 16: 317–321.

Dekker, R.W.R.J. 2007. Distribution and speciation of megapodes (Megapodiidae) and subsequent development of their breeding behaviour. En: Renema, W. (Ed.), *Biogeography, time, and place: distributions, barriers, and islands*, Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 93–102.

Dekker, R.W.R.J. y Brom, T.G. 1960. Megapode phylogeny and the interpretation of incubation strategies. *Zoologische Verhandelingen* 278: 19–31.

Dekker, R.W.R.J., Fuller, R.A. y Baker, G.C. 2000. *Megapodes. Status Survey and Conservation Action Plan 2000–2004*. IUCN and World Pheasant Association, Cambridge y Reading, UK, 39 pp.

del Hoyo, J., Elliott, A. y Sargatal, J. 1994. *Handbook of the Birds of the World. Vol 2. New World Vultures to Guinea Fowl*. Lynx Edicions, Barcelona, 638 pp.

de los Hoyos, C.R., Willner, A.P., Larrovere, M.A., Rossi, J.N., Toselli, A.J., Basei, M.A.S. 2011. Tectono-thermal evolution and exhumation history of the Paleozoic Proto Andean Gondwana margin crust: the Famatinian Belt in NW Argentina. *Gondwana Research* 20, 309–324.

Dingus, L., Clarke, J., Scott, G.R., Swisher III, C.C., Chiappe, L.M. y Coria, R.A. 2000. Stratigraphy and magnetostratigraphic/faunal constraints for the age of sauropod embryo-bearing rocks in the Neuquén Group (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *American Museum Novitates* 3290: 1–11.

Dwyer, P.D. 1981. Two species of megapode laying in the same mound. *Emu* 81: 173–174.

Eagle, R.A., Enriquez, M., Grellet-Tinner, G., Pérez-Huerta, A., Hu, D., Tütken, T., Montanari, S., Loyd, S.J., Ramirez, P., Tripathi, A.K., Kohn, M.J., Cerling, T.E., Chiappe, L.M. y Eiler, J.M. 2015. Isotopic ordering in eggshells reflects body temperatures and suggests differing thermophysiology in two Cretaceous dinosaurs. *Nature Communications* 6: 8296.

Ezpeleta, M., Dávila, F.M. y Astini, R.A. 2006. Estratigrafía y paleoambientes de la Formación Los Llanos

- (La Rioja): una secuencia condensada miocena en el antepaís fragmentado andino central. *Revista de La Asociación Geológica Argentina* 61: 171–186.
- Faccio, G. 1994. Dinosaurian eggs from the Upper Cretaceous of Uruguay. En: Carpenter, K., K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur eggs and babies*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 47–55.
- Fernández, M.S. 2016. Important contributions of the South American record to the understanding of dinosaur reproduction. En: Khosla, A. y S.G. Lucas (Eds.), *Cretaceous period: biotic diversity and biogeography. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 71: 91–105.
- Fernández, M.S. y Khosla, A. 2015. Parataxonomic review of the Upper Cretaceous dinosaur eggshells belonging to the oofamily Megaloolithidae from India and Argentina. *Historical Biology* 27: 158–180.
- Filippi, L.S., Canudo, J.I., Salgado, J.L., Garrido, A., Cerda, I. y Otero, A. 2011. A new sauropod titanosaur from the Plottier Formation (Upper Cretaceous) of Patagonia (Argentina). *Geologica Acta* 9: 1–12.
- Filippi, L.S., G. Martinelli, A. y C. Garrido, A. 2013. Registro de un dinosaurio Aeolosaurini (Sauropoda, Titanosauria) en el Cretácico Superior (Formación Plottier) del norte de la Provincia de Neuquén, Argentina, y comentarios sobre los Aeolosaurini sudamericanos. *Revista Brasileira de Paleontologia* 16: 147–156.
- Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Alasino, P.H. y Argañaraz, E. 2012. The geology and palaeoecology of the newly discovered Cretaceous neosauropod hydrothermal nesting site in Sanagasta (Los Llanos Formation), La Rioja, northwest Argentina. *Cretaceous Research* 35: 94–117.
- Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Argarañaz, E. y Salgado, L. 2013. Tafonomía del sitio de nidificación de neosaurópodos de Sanagasta (La Rioja, Argentina): ejemplo de preservación excepcional en un paleoambiente hidrotermal del Cretácico. *Ameghiniana* 50: 389–406.
- Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Argañaraz, E., Chornogubsky, L. y Hechenleitner, E.M. 2011a. The occurrence and geological implications of the first Cretaceous fauna from La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 48 (supl.): R165.
- Fiorelli, L.E., Ezcurra, M.D., Hechenleitner, E.M., Pol, D. y Grellet-Tinner, G. 2014. A new theropod assemblage from the Late Cretaceous of western Gondwana, La Rioja province, Argentina. *International Palaeontological Congress, Abstracts* 711.
- Fiorelli, L.E., Leardi, J.M., Hechenleitner, E.M., Pol, D., Basilici, G. y Grellet-Tinner, G. 2016. A new Late Cretaceous crocodyliform from the western margin of Gondwana (La Rioja Province, Argentina). *Cretaceous Research* 60: 194–209.
- Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Argañaraz, E., Larrovere, M.A., Chornogubsky, L., Torrens, J. y

- Hechenleitner, E.M. 2011b. Record of the first Cretaceous continental fauna from La Rioja Province, northwestern Argentina: geo-paleontological implications. *Latinamerika-Kolloquium 2011, Heidelberg, Germany, Abstracts and Program* 83.
- Fisher, N.D., Jordan, T.E. y Brown, L. 2002. The structural and stratigraphic evolution of the La Rioja basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 141–156.
- Freytet, P. 1965. Découverte d'oeufs de Dinosaures à Saint-André-de-Roquelongue (Aude). *Bulletin de La Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude* 45: 121–124.
- Frith, H.J. 1956. Breeding habits in the family Megapodiidae. *Ibis* 98: 620–640.
- Frith, H.J. 1959. Breeding of the mallee fowl, *Leipoa ocellata* Gould (Megapodiidae). *Wildlife Research* 4: 31–60.
- Gallina, P.A. 2011. Notes on the axial skeleton of the titanosaur *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria-Sauropoda). *Anais Da Academia Brasileira de Ciências* 83: 235–245.
- Gallina, P.A. y Apesteguía S. 2011. Cranial anatomy and phylogenetic position of the titanosaurian sauropod *Bonitasaura salgadoi*. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 45–60.
- García, G. y Vianey-Liaud, M. 2001a. Dinosaur eggshells as biochronological markers in Upper Cretaceous continental deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 169: 153–164.
- García, G. y Vianey-Liaud, M. 2001b. Nouvelles données sur les coquilles d'œufs de dinosaures Megaloolithidae du Sud de la France : systématique et variabilité intraspécifique. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 332: 185–191.
- García, G., Tabuce, R., Cappetta, H., Marandat, B., Bentaleb, I., Benabdallah, A. y Vianey-Liaud, M. 2003. First record of dinosaur eggshells and teeth from the North-West African Maastrichtian (Morocco). *Palaeovertebrata* 32: 59–69.
- García, R.A. y Salgado, L. 2013. The titanosaur sauropods from the late Campanian – early Maastrichtian Allen Formation of Salitral Moreno, Río Negro, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 58: 269–284.
- García, R.A., Salgado, L., Coria, R.A. y Chiappe, L.M. 2010. Osteología embrionaria de saurópodos titanosaurios de Neuquén (Argentina): aspectos ontogenéticos y evolutivos. *Ameghiniana* 47: 409–430.
- García, R.A., Salgado, L., Fernández, M.S., Cerda, I.A., Carabajal, A.P., Otero, A., Coria, R.A. y Fiorelli, L.E. 2015. Paleobiology of titanosaurs: reproduction, development, histology, pneumaticity, locomotion and neuroanatomy from the South American fossil record. *Ameghiniana* 52: 29–68.
- Garrido, A.C. 2010a. Paleoenvironment of the Auca Mahuevo and Los Barreales sauropod nesting-sites (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *Ameghiniana* 47: 99–106.

- Garrido, A.C. 2010b. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 12: 121–177.
- Gill, F.B. 2007. Nests and Incubation. En: Gill, F.B. (Ed.), *Ornithology* W. H. Freeman and Company, New York, pp. 431–466.
- González Bonorino, F. 1950. Algunos problemas geológicos de las Sierras Pampeanas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 5: 81–110.
- González Riga, B.J. 2003a. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* González Riga (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico tardío de Mendoza, cuenca Neuquina, Argentina. *Reunión de Comunicaciones de La Asociación Paleontológica Argentina* 11–2003: 85R–86R.
- González Riga, B.J. 2003b. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana* 40: 155–172.
- González Riga, B.J., Previtera, E. y Pirrone, C. A. 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research* 30: 135–148.
- Gorscak, E. y O'Connor, P.M. 2016. Time-calibrated models support congruency between Cretaceous continental rifting and titanosaurian evolutionary history. *Biology Letters* 12: 20151047.
- Göth, A. y Vogel, U. 1997. Egg laying and incubation of Polynesian megapode. *Annual Review of the World Pheasant Association* 1996/97: 43–54.
- Gottfried, M.D., O'Connor, P.M., Jackson, F.D., Roberts, E.M. y Chami, R. 2004. Dinosaur eggshell from the Red Sandstone Group of Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 494–497.
- Grellet-Tinner, G. 2005. Membrana testacea of titanosaurid dinosaur eggs from Auca Mahuevo (Argentina): Implications for exceptional preservation of soft tissue in Lagerstätten. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 99–106.
- Grellet-Tinner, G. 2006. Phylogenetic interpretation of eggs and eggshells: implications for phylogeny of Palaeognathae. *Alcheringa* 30: 141–182.
- Grellet-Tinner, G. y Zaher, H. 2007. Taxonomic identification of the Megaloolithid egg and eggshells from the Cretaceous Bauru Basin (Minas Gerais, Brazil): Comparison with the Auca Mahuevo (Argentina) Titanosaurid eggs. *Papéis Avulsos de Zoologia* 47: 105–112.
- Grellet-Tinner, G. y Fiorelli, L.E. 2010. A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communications* 1: 32.
- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L.M. y Coria, R.A. 2004. Eggs of titanosaurid sauropods from the Upper Cretaceous of Auca Mahuevo (Argentina). *Canadian Journal of Earth Sciences* 41: 949–960.

- Grellet-Tinner, G., Fiorelli, L.E. y Salvador, R.B. 2012a. Water vapor conductance of the Lower Cretaceous dinosaurian eggs from Sanagasta, La Rioja, Argentina: Paleobiological and paleoecological implications for South American faveololithid and megalolithid eggs. *Palaios* 27: 35–47.
- Grellet-Tinner, G., Lindsay, S. y Thompson, M.B. 2016. The biomechanical, chemical, and physiological adaptations of the eggs of two Australian megapodes to their nesting strategies and their implications for extinct titanosaur dinosaurs. *PeerJ PrePrints*.
- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L., Norell, M. y Bottjer, D. 2006. Dinosaur eggs and nesting behaviors: A paleobiological investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232: 294–321.
- Grellet-Tinner, G., Codrea, V., Folie, A., Higa, A. y Smith, T. 2012b. First evidence of reproductive adaptation to ‘island effect’ of a dwarf Cretaceous Romanian titanosaur, with embryonic integument in ovo. *PloS One* 7: e32051.
- Grellet-Tinner, G., Sim, C.M., Kim, D.H., Trimby, P., Higa, A., An, S.L., Oh, H.S., Kim, T. y Kardjilov, N. 2011. Description of the first lithostrotian titanosaur embryo in ovo with Neutron characterization and implications for lithostrotian Aptian migration and dispersion. *Gondwana Research* 20: 621–629.
- Grigorescu, D. 1993. The latest Cretaceous dinosaur eggs and embryos from the Hațeg Basin - Romania. *Revue De Paléobiologie* 7: 95–99.
- Grigorescu, D. 2010. The ‘Tustea Puzzle’: hadrosaurid (Dinosauria, Ornithopoda) hatchlings associated with Megalolithidae eggs in the Maastrichtian of the Hațeg Basin (Romania). *Ameghiniana* 47: 89–97.
- Grigorescu, D., Seclamen, M., Norman, D.B. y Weishampel, D.B. 1990. Dinosaur eggs from Romania. *Nature* 346: 417.
- Grigorescu, D., Garcia, G., Csiki, Z., Codrea, V. y Bojar, A.-V. 2010. Uppermost Cretaceous megalolithid eggs from the Hațeg Basin, Romania, associated with hadrosaur hatchlings: Search for explanation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 360–374.
- Grosse, P., Söllner, F., Báez, M.A., Toselli, A.J., Rossi, J.N. y de la Rosa, J.D. 2009. Lower Carboniferous post-orogenic granites in central-eastern Sierra de Velasco, Sierras Pampeanas, Argentina: U-Pb monazite geochronology, geochemistry and Sr-Nd isotopes. *International Journal of Earth Sciences* 98: 1001–1025.
- Grosse, P., Bellos, L.I., de los Hoyos, C.R., Larrovere, M.A., Rossi, J.N. y Toselli, A.J. 2011. Across-arc variation of the Famatinian magmatic arc (NW Argentina) exemplified by I-, S- and transitional I/S-type Early Ordovician granitoids of the Sierra de Velasco. *Journal of South American Earth Sciences* 32, 110–126.
- Guiñazú, J.R. 1962. Los llamados ‘Estratos de Los Llanos’ en la Provincia de San Luis y su contenido de

- rodados de rocas andesíticas y restos de mamíferos fósiles. *Anales de Las Primeras Jornadas Geológicas Argentinas* 2: 89–95.
- Guo, P., Liu, S.Y., Feng, J.C. y He, M. 2008. The description of a new species of *Thermophis* (Serpentes: Colubridae). *Sichuan Journal of Zoology* 27: 321.
- Hansell, M.H. 2000. *Bird Nests and Construction Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, 280 pp.
- Hansell, M.H. 2007. *Built by Animals: The Natural History of Animal Architecture*. Oxford University Press, Oxford, 268 pp.
- Harris, R.B., Birks, S.M. y Leaché, A.D. 2014. Incubator birds: biogeographical origins and evolution of underground nesting in megapodes (Galliformes: Megapodiidae). *Journal of Biogeography* 41: 2045–2056.
- Hasiotis, S.T., Platt, B.F., Hembree, D.I. y Everhart, M.J. 2007. The trace-fossil record of vertebrates. En: Miller, W. (Ed.), *Trace fossils: concepts, problems, prospects*, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 196–218.
- Hechenleitner, E.M., Fiorelli, L.E. y Grellet-Tinner, G. 2014a. New sauropod remains from the Late Cretaceous of Los Llanos Formation, La Rioja, Argentina. *28 JAPV* 5: 32.
- Hechenleitner, E.M., Grellet-Tinner, G. y Fiorelli, L.E. 2015a. What do giant titanosaur dinosaurs and modern Australasian megapodes have in common? *PeerJ* 3: e1341.
- Hechenleitner, E.M., Fiorelli, L.E., Larrovere, M.A., Grellet-Tinner, G. y Carignano, A.P. 2014b. Comment on ‘Dynamic topography in South America’ by Federico M. Dávila & Carolina Lithgow-Bertelloni. *Journal of South American Earth Sciences* 50: 93–94.
- Hechenleitner, E.M., Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Basilici, G. y Leuzinger, L. 2015b. A new titanosaur nesting site from the Los Llanos Formation (Late Cretaceous, La Rioja, Argentina). *Ameghiniana* 52 (suppl): R23.
- Hechenleitner, E.M., Grellet-Tinner, G., Foley, M., Fiorelli, L.E. y Thompson, M.B. 2016a. Micro-CT scan reveals an unexpected high-volume and interconnected pore network in a Cretaceous Sanagasta dinosaur eggshell. *Journal of The Royal Society Interface* 13: 20160008.
- Hechenleitner, E.M., Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Leuzinger, L., Basilici, G., Taborda, J.R.A., de la Vega, S.R. y Bustamante, C.A. 2016b. A new Upper Cretaceous titanosaur nesting site from La Rioja (NW Argentina), with implications for titanosaur nesting strategies. *Palaeontology* 59: 433–446.
- Hodgson, J.M. 1978. *Soil Sampling and Soil Description*. Clarendon Press, Oxford, 241 pp.
- Huang, S., Liu, S., Guo, P., Zhang, Y. y Zhao, E. 2009. What are the closest relatives of the hot-spring snakes (Colubridae, Thermophis), the relict species endemic to the Tibetan Plateau? *Molecular*

Phylogenetics and Evolution 51: 438–446.

- Huh, M. y Zelenitsky, D.C. 2002. Rich dinosaur nesting site from the Cretaceous of Bosung county, Chullanam-Do province, South Korea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3): 716–718.
- Hünicken, M.A., Tauber, A. y Leguizamón, R. 2001. Hallazgo de huevos y nidos de dinosaurios, asociados a vegetales silicificados: asignación al Cretácico de las secuencias portadoras aflorantes en Sanagasta, provincia de La Rioja. *Ameghiniana* 38 (suppl): 10R.
- Jablonski, D. 2008. Biotic interactions and macroevolution: extensions and mismatches across scales and levels. *Evolution* 62: 715–739.
- Jackson, F.D., Schmitt, J.G. y Oser, S.E. 2013. Influence of vertisol development on sauropod egg taphonomy and distribution at the Auca Mahuevo locality, Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 386: 300–307.
- Jackson, F.D., Varricchio, D.J., Jackson, R.A., Vila, B. y Chiappe, L.M. 2008. Comparison of water vapor conductance in a titanosaur egg from the Upper Cretaceous of Argentina and a *Megaloolithus siruguei* egg from Spain. *Paleobiology* 34: 229–246.
- Joanen, T. 1969. Nesting ecology of alligators in Louisiana. *Proceedings of the Annual Conference of Southeastern Association of Game and Fish Commissioners* 23: 141–151.
- Jones, D. y Birks, S. 1992. Megapodes: recent ideas on origins, adaptations and reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 88–91.
- Jones, D.N. y Göth, A. 2008. *Mound-Builders: Malleefowl, Brush Turkeys and Scrubfowl*. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia, 119 pp.
- Jordan T.E. y Allmendinger R.W. 1986. The Sierras Pampeanas of Argentina; a modern analogue of Rocky Mountain foreland deformation. *American Journal of Science* 286:737-764
- Kamel, S.J. y Mrosovsky, N. 2005. Repeatability of nesting preferences in the hawksbill sea turtle, *Eretmochelys imbricata*, and their fitness consequences. *Animal Behaviour* 70: 819–828.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A. y Trotta, M.N.F. 2005. Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos Do Museu Nacional, Rio Do Janeiro* 63: 529–564.
- Kellner, A.W.A. y de Azevedo, S.A.K. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *National Science Museum Monographs* 15: 111–142.
- Kerourio, P. 1981. Nouvelles observations sur le mode de nidification et de ponte chez les dinosauriens du Crétacé terminal du Midi de la France. *Compte Rendu Sommatre Des Séances de La Société Géologique de France* 1: 25–28.
- Kim, C.-B., Al-Aasm, I.S., Ghazban, F. y Chang, H.-W. 2009a. Stable isotopic composition of dinosaur

- eggshells and pedogenic carbonates in the upper cretaceous seonso formation, South Korea: Paleoenvironmental and diagenetic implications. *Cretaceous Research* 30: 93–99.
- Kim, D.-G., Christopherson, G.T., Dong, X.N., Fyhrie, D.P. y Yeni, Y.N. 2004. The effect of microcomputed tomography scanning and reconstruction voxel size on the accuracy of stereological measurements in human cancellous bone. *Bone* 35: 1375–1382.
- Kim, S.B., Kim, Y., Jo, H.R., Jeong, K.S. y Chough, S.K. 2009b. Depositional facies, architecture and environments of the Sihwa Formation (Lower Cretaceous), mid-west Korea with special reference to dinosaur eggs. *Cretaceous Research* 30: 100–126.
- Kohring, R.R. 1999. Calcified shell membranes in fossil vertebrate egg shell: evidence for preburial diagenesis. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 723–727.
- Kolbe, J.J. y Janzen, F.J. 2002. Impact of nest-site selection on nest success and nest temperature in natural and disturbed habitats. *Ecology* 83: 269–281.
- Kooistra, W.H.C.F., Gersonde, R., Medlin, L.K. y Mann, D.G. 2007. The origin and evolution of the diatoms: their adaptation to a planktonic existence. En: Falkowski, P. y A.H. Knoll (Eds.), *Evolution of primary producers in the sea*, Academic Press, pp. 207–249.
- Kraus, M.J. y Hasiotis, S.T. 2006. Significance of different modes of rhizolith preservation to interpreting paleoenvironmental and paleohydrologic settings: examples from paleogene paleosols, Bighorn Basin, Wyoming, U.S.A. *Journal of Sedimentary Research* 76: 633–646.
- Kräutner, H.G., Vajdea, E. y Romanescu, O. 1986. K–Ar dating of the banatitic magmatites from the southern Poiana Ruscă Mountains (Rusca Montană sedimentary basin). *DS. Inst. Geol. Geofiz.* 70 –71.
- Larrovere, M.A., de Los Hoyos, C.R. y Grosse, P. 2012. Los complejos metamórficos del retro-arco Famatiniano (noroeste de Argentina): caracterización geoquímica e isotópica de sus protolitos e implicancias geotectónicas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 29: 676–695.
- Larson, P.L. 1998. The theropod reproductive system. *Gaia* 15: 389–397.
- Lee, Y.-N. 2003. Dinosaur bones and eggs in South Korea. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum* 2: 113–121.
- Lee, Y.-N., Yu, K.-M. y Wood, C.B. 2001. A review of vertebrate faunas from the Gyeongsang Supergroup (Cretaceous) in South Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165: 357–373.
- Leslie, A.J. y Spotila, J.R. 2001. Alien plant threatens Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) breeding in Lake St. Lucia, South Africa. *Biological Conservation* 98: 347–355.
- Liang, X., Wen, S., Yang, D., Zhou, S. y Wu, S. 2009. Dinosaur eggs and dinosaur egg-bearing deposits

- (Upper Cretaceous) of Henan Province, China: Occurrences, palaeoenvironments, taphonomy and preservation. *Progress in Natural Science* 19: 1587–1601.
- Limarino, C.O. y Spalletti, L.A. 2006. Paleogeography of the upper Paleozoic basins of southern South America: An overview. *Journal of South American Earth Sciences* 22: 134–155.
- Limarino, C.O., Page, S.M., Caselli, A., Net, L. y Litvak, V. 2008. Programa Nacional de Cartas Geológicas Hoja Geológica 3166-I Chamental.
- Limarino, C.O., Net, L., Gutiérrez, P., Barreda, V., Caselli, A. y Ballent, S. 2000. Definición litoestratigráfica de la Formación Ciénaga del Río Huaco (Cretácico Superior), Precordillera central, San Juan, Argentina. *Revista de La Asociación Geológica Argentina* 55: 83–99.
- Limarino, C.O., Fauqué, L., Ciccioli, P.L., Tedesco, A.M., Marsicano, C. y Arcucci, A.B. 2005. El Mesozoico de la Precordillera septentrional. *XVI Congreso Geológico Argentino*.
- Löbels, S., Bense, F. a., Wemmer, K., Dunkl, I., Costa, C.H., Layer, P. y Siegesmund, S. 2011. Exhumation and uplift of the Sierras Pampeanas: preliminary implications from K–Ar fault gouge dating and low-T thermochronology in the Sierra de Comechingones (Argentina). *International Journal of Earth Sciences* 100: 671–694.
- Lopez-Martinez, N. 2000. Eggshell sites from the Cretaceous-Tertiary transition in South-Central Pyrenees (Spain). *First International Symposium on Dinosaur Eggs and babies/Extended Abstracts*.
- Mack, G.H., James, W.C. y Monger, H.C. 1993. Classification of paleosols. *Geological Society of American Bulletin* 105: 129–136.
- Manera de Bianco, T. 1996. Nueva localidad con nidos y huevos de dinosaurios (Titanosauridae) del Cretácico Superior, Cerro Blanco, Yaminué, Río Negro, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 4: 56–67.
- Mannion, P.D. y Upchurch, P. 2010. A quantitative analysis of environmental associations in sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 36: 253–282.
- Mannion, P.D. y Upchurch, P. 2011. A re-evaluation of the ‘mid-Cretaceous sauropod hiatus’ and the impact of uneven sampling of the fossil record on patterns of regional dinosaur extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 299: 529–540.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Carrano, M.T. y Barrett, P.M. 2011. Testing the effect of the rock record on diversity: a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauropodomorph dinosaurs through time. *Biological Reviews* 86: 157–81.
- Macchioli Grande, M.S., Alasino, P.H., Rocher, S., Larrovere, M.A. y Dahlquist, J.A. 2015. Asymmetrical textural and structural patterns of a granitic body emplaced at shallow levels: the La Chinchilla plutón, northwest Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 54: 58–68.
- Maret, D., Telmon, N., Peters, O.A., Lepage, B., Treil, J., Inglès, J.M., Peyre, A., Kahn, J.L. y Sixou, M.

2012. Effect of voxel size on the accuracy of 3D reconstructions with cone beam CT. *Dentomaxillofacial Radiology* 41: 649–655.
- Marquillas, R. A., del Papa, C. y Sabino, I.F. 2005. Sedimentary aspects and paleoenvironmental evolution of a rift basin: Salta Group (Cretaceous-Paleogene), northwestern Argentina. *International Journal of Earth Sciences* 94: 94–113.
- Marsicano, C.A., Irmis, R.B., Mancuso, A.C., Mundil, R. y Chemale, F. 2015. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 201512541.
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453–487.
- Martinelli, A.G. y Forasiepi, A.M. 2004. Nuevos registros de vertebrados del Cretácico Tardío (Formación Allen) del Bajo de Santa Rosa, provincia de Río Negro, Patagonia (Argentina). *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes* 20°.
- Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M.C. 2004. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 107–120.
- Masters, J.C. y Rayner, R.J. 1993. Competition and macroevolution: the ghost of competition yet to come? *Biological Journal of the Linnean Society* 49: 87–98.
- Mikhailov, K.E. 1991. Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. *Acta Palaeontologica Polonica* 36: 193–230.
- Mikhailov, K.E., Sabath, K. y Kurzanov, S. 1994. Eggs and nests from the Cretaceous of Mongolia. En: Carpenter, K., K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*, Cambridge University Press, pp. 88–115.
- Mikhailov, K.E. 1995. Systematic, faunistic and stratigraphic diversity of Cretaceous eggs in Mongolia: Comparison with China. En: Sun, A. y Y. Wang (Eds.), *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers*, China Ocean Press, Beijing, pp. 165–168.
- Mikhailov, K.E. 1997. *Fossil and Recent Eggshell in Amniotic Vertebrates: Fine Structure, Comparative Morphology and Classification*. The Palaeontological Association, London, 83 pp.
- Mohabey, D.M. 1998. Systematics of Indian Upper Cretaceous dinosaur and chelonian eggshells. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 348–362.
- Mohabey, D.M. 2001. Indian dinosaur eggs: a review. *Journal of the Geological Society of India* 58: 479–508.
- Mohabey, D.M. 2005. Late Cretaceous (Maastrichtian) nests, eggs, and dung mass (coprolites) of sauropods (titanosaurs) from India. En: Tidwell, V. y K. Carpenter (Eds.), *Thundelizards: the Sauropods*

odormorph Dinosaurs, Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, pp. 466–489.

- Mohabey, D.M., Udhoji, S.G. y Verma, K.K. 1993. Palaeontological and sedimentological observations on nonmarine Lameta Formation (Upper Cretaceous) of Maharashtra, India: their palaeoecological and palaeoenvironmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105: 83–94.
- Mourier, T., Bengtson, P., Bonhomme, M., Buge, E., Cappetta, H., Crochet, J.Y., Feist, M., Hirsch, K.F., Jaillard, E., Laubacher, G., Lefranc, J.P., Moullade, M., Noblet, C., Pons, D., Rey, J., Sige, B., Tambareau, Y. y Taquet, P. 1988. The Upper Cretaceous - Lower Tertiary marine to continental transition in the Bagua basin, northern Peru. Paleontology, biostratigraphy, radiometry, correlations. *Newsletters in Stratigraphy* 19: 143–177.
- Mueller-Töwe, I.J., Sander, P.M., Schüller, H. y Thies, D. 2002. Hatching and infilling of dinosaur eggs as revealed by computed tomography. *Palaeontographica Abt. A* 267: 119–168.
- Mutti, D., Marco, A.D.I., Tourn, S., Herrmann, C., Geuna, S., Caccaglio, O. y Chiozza, S.G. 2005a. Evolución metalogenética de las Sierras Pampeanas de Córdoba y sur de Santiago del Estero : Ciclos prepampeano y pampeano. 60: 104–121.
- Mutti, D., Tourn, S., Caccaglio, O., Herrmann, C., Geuna, S., Di, A. y Chiozza, S.G. 2005b. Evolución metalogenética de las Sierras Pampeanas de Córdoba y sur de Santiago del Estero: Ciclos famatiniano, gondwánico y andino. 60: 467–485.
- Oro, D. y Furness, R.W. 2002. Influences of food availability and predation on survival of Kittiwakes. *Ecology* 83: 2516–2528.
- Otero, A. 2010. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 399–426.
- Otero, A. y Salgado, L. 2015. El registro de Sauropodomorpha (Dinosauria) de la Argentina. *Publicación Electrónica de La Asociación Paleontológica Argentina* 15: 69–89.
- Packard, M.J. y DeMarco, V.G. 1991. Eggshell ultrastructure and formation in eggs of oviparous reptiles. En: Deeming, D.C. y M.W.J. Ferguson (Eds.), *Egg Incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*, Cambridge University Press, New York, pp. 53–69.
- Paganelli, C. V. 1980. The physics of gas exchange across the avian eggshell. *American Zoologist* 20: 329–338.
- Paik, I.S., Huh, M. y Kim, H.J. 2004. Dinosaur egg-bearing deposits (Upper Cretaceous) of Boseong, Korea: occurrence, palaeoenvironments, taphonomy, and preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 205: 155–168.
- Paik, I.S., Kim, H.J. y Huh, M. 2012. Dinosaur egg deposits in the Cretaceous Gyeongsang Supergroup, Korea: Diversity and paleobiological implications. *Journal of Asian Earth Sciences* 56: 135–146.

- Panaiotu, C.G. y Panaiotu, C.E. 2010. Palaeomagnetism of the Upper Cretaceous Sânpetru Formation (Hațeg Basin, South Carpathians). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 343–352.
- Pankhurst, R.J., Rapela, C.W., Saavedra, J., Baldo, E., Dahlquist, J., Pascua, I. y Fanning, C.M. 1998. The Famatinian magmatic arc in the central Sierras Pampeanas: an Early to Mid-Ordovician continental arc on the Gondwana margin. *Geological Society, London, Special Publications* 142: 343–367.
- Pascual, R. 1954. Adiciones a la fauna de la Formación de Los Llanos de San Luis y su edad. *Revista Del Museo Municipal de Ciencias Naturales Y Tradición de Mar Del Plata* 1: 113–121.
- Peitz, C. 1998. Megaloolithid dinosaur eggs from the Maastrichtian of Catalunya (NE-Spain) - parataxonomic implications and stratigraphic utility. *First International Symposium on Dinosaur Eggs and babies/Extended Abstracts* 155–159.
- Plotnick, R.E. 2012. Behavioral biology of trace fossils. *Paleobiology* 38: 459–473.
- Powell, J.E. 1990. *Epachthosaurus sciuttoi* (gen. et sp. nov.) un dinosaurio saurópodo del Cretácico de Patagonia (Provincia de Chubut, Argentina). *V Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, pp. 123–128.
- Powell, J.E. 1994. First record of dinosaur eggs in the Upper Cretaceous of northwestern Argentina. *6º Congreso Argentino de Paleontología Y Bioestratigrafía, Abstracts* 1.
- Powell, J.E. 1993. Primer registro de huevos de dinosaurios del Cretácico Superior del Noroeste Argentino. *1º Jornadas Ide Comunicaciones Internas, Fac. de Cs. Nat. E Inst. Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán* 56.
- Powell, J.E. 1998. Los vertebrados fósiles. En: Gianfrancisco, M., M. Puchulu, M.E. Durango de Cabrera y G.F. Aceñolaza (Eds.), *Geología de Tucumán*, Colegio de Graduados en Ciencias Geológicas de Tucumán, San Miguel de Tucumán, pp. 227–240.
- Prasad, G.V.R. y Sahni, A. 2014. Vertebrate fauna from the Deccan volcanic province: Response to volcanic activity. *Geological Society of America Special Papers* 505: 193–211.
- Priddel, D. y Wheeler, R. 2003. Nesting activity and demography of an isolated population of malleefowl (*Leipoa ocellata*). *Wildlife Research* 30: 451–464.
- Priddel, D. y Wheeler, R. 2005. Fecundity, egg size and the influence of rainfall in an isolated population of malleefowl (*Leipoa ocellata*). *Wildlife Research* 32: 639.
- Puigdefàbregas, C., Muñoz, J.A. y Vergés, J. 1992. Thrusting and foreland basin evolution in the Southern Pyrenees. En: McClay, K.R. (Ed.), *Thrust tectonics*, Springer, The Netherlands, pp. 247–254.
- Rahn, H., Ar, A. y Paganelli, C. V 1979. How bird eggs breathe. *Scientific American* 240: 46–55.
- Ramos V.A., Cristalini, E.O. y Pérez, D. 2002. The Pampean flat-slab of the Central Andes. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 59–78.

- Ramos, V.A. 1988. Tectonics of the Late Proterozoic - Early Paleozoic: a collisional history of Southern South America. *Episodes* 11: 168–174.
- Rasskin-Gutman, D., Elez, J., Esteve-Altava, B. y López-Martínez, N. 2013. Reconstruction of the internal structure of the pore system of a complex dinosaur eggshell (*Megaloolithus siruguei*). *Spanish Journal of Palaeontology* 28: 61–68.
- Retallack, G.J. 1994. The environmental factor approach to the interpretation of paleosols. En: Amundson, R., J. Harden y M. Singer (Eds.), *Factors in soils formation: a fiftieth anniversary retrospective*, Soil Science Society of America Special Publication, pp. 33–64.
- Rogers, R.R., Arcucci, A.B., Abdala, F., Sereno, P.C., Forster, C.A. y May, C.L. 2001. Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaíos* 16: 461–481.
- Romer, A.S. 1966. The Chañares (Argentina) Triassic reptil fauna. I: Introduction. *Breviora* 247: 1–14.
- Romer, A.S. y Jensen, J. 1966. The Chañares (Argentina) Triassic reptil fauna. II: Sketch of the geology of the Río Chañares-Gualo region. *Breviora* 252: 1–20.
- Roper, D.S. 1983. Egg incubation and laying behaviour of the incubator bird *Megapodius freycinet* on Savo. *Ibis* 125: 384–389.
- Rossello, E.A., Mozetic, M.E., Cobbold, P.R. y López-Gamundí, 2005. Cuencas de los Bolsones de San Juan y La Rioja. En: Chebli, G.A., J.S. Cortiñas, L.A. Spalletti, L. Legarreta y E.L. Vallejos (Eds.): *Frontera Exploratoria, VI Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos*, IAPG, 7:147-173.
- Rusconi, C. 1936. Restos de mamíferos terciarios de San Luis. *Boletín Paleontológico Buenos Aires* 6: 1–14.
- Russo-Sändulescu, D. y Berza, T. 1979. Banatites from the western part of the South Carpathians. *Rev. Roum. Geol. Geophys. Geogr.* 23: 149–158.
- Sabath, K. 1991. Upper Cretaceous amniotic eggs from the Gobi Desert. *Acta Palaeontologica Polonica* 36: 151–189.
- Sahni, A., Tandon, S.K., Jolly, A., Bajpai, S., Sood, A. y Srinivasan, S. 1994. Upper Cretaceous dinosaur eggs and nesting sites from the Deccan volcano-sedimentary province of peninsular India. En: Carpenter, K., K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 204–226.
- Salfity, J. y Gorustovich, S.A., 1984. Paleogeografía de la cuenca del Grupo Paganzo, Paleozoico superior. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38: 437-453.
- Salgado, L., Coria, R. a., Magalhaes Ribeiro, C.M., Garrido, A., Rogers, R., Simón, M.E., Arcucci, A.B., Rogers, K.C., Carabajal, A.P., Apesteguía, S., Fernández, M., García, R. A. y Talevi, M. 2007. Upper

- Cretaceous dinosaur nesting sites of Río Negro (Salitral Ojo de Agua and Salinas de Trapalcó-Salitral de Santa Rosa), northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 28: 392–404.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 1993. El género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) de la provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 30: 119–128.
- Salgado, L. y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltasaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 37: 259–264.
- Salgado, L. y De Souza Carvalho, I. 2008. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Palaeontology* 51: 881–901.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Chiappe, L.M. 2005. Osteology of the sauropod embryos from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 79–92.
- Sander, P.M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C.T., Griebeler, E.-M., Gunga, H.-C., Hummel, J., Mallison, H., Perry, S.F., Preuschoft, H., Rauhut, O.W.M., Remes, K., Tütken, T., Wings, O. y Witzel, U. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 86: 117–55.
- Sander, P.M., Peitz, C., Galleme, J. y Cousin, R. 1998. Dinosaurs on a red beach? *C. R. Acad. Sci. Paris* 327: 67–74.
- Sander, P.M., Peitz, C., Jackson, F.D. y Chiappe, L.M. 2008. Upper Cretaceous titanosaur nesting sites and their implications for sauropod dinosaur reproductive biology. *Palaeontographica Abt. A* 284: 69–107.
- Santucci, R.M. y Arruda-Campos, A.C. de. 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. *Zootaxa* 33: 1–33.
- Sas, L., Antal, C. y Covaci-Marcov, S.D. 2010. Tropics patch in the Holarctic: a new case of wintertime breeding of a *Pelophylax ridibundus* population in North-Western Romania. *North-Western Journal of Zoology* 6: 128–133.
- Schlesinger, W.H. y Pilmanis, A.M. 1998. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry* 42: 169–187.
- Sellés, A.G. y Vila, B. 2015. Re-evaluation of the age of some dinosaur localities from the southern Pyrenees by means of megaloolithid oospecies. *Journal of Iberian Geology* 41: 125–139.
- Sellés, A.G., Bravo, A.M., Delclòs, X., Colombo, F., Martí, X., Ortega-Blanco, J., Parellada, C. y Galobart, À. 2013. Dinosaur eggs in the Upper Cretaceous of the Coll de Nargó area, Lleida Province, south-central Pyrenees, Spain: Oodiversity, biostratigraphy and their implications. *Cretaceous Research*

40: 10–20.

- Sepkoski, J.J. 1996. Competition in macroevolution: the double wedge revisited. En: Jablonski, D., D.H. Erwin y J.H. Lipps (Eds.), *Evolutionary paleobiology*, Chicago University Press, Chicago, pp. 211–255.
- Seymour, R.S. 1979. Dinosaur eggs: Gas conductance through the shell, water loss during incubation and clutch size. *Paleobiology* 5: 1–11.
- Seymour, R.S. y Ackerman, R.A. 1980. Adaptations to underground nesting in birds and reptiles. *American Zoologist* 20: 437–447.
- Seymour, R.S., Vleck, D. y Vleck, C.M. 1986. Gas exchange in the incubation mounds of megapode birds. *Journal of Comparative Physiology B* 156: 773–782.
- Seymour, R.S., Vleck, D., Vleck, C.M. y Booth, D.T. 1987. Water relations of buried eggs of mound building birds. *Journal of Comparative Physiology B* 157: 413–422.
- Sheldon, N.D. y Retallack, G.J. 2001. Equation for compaction of paleosols due to burial. *Geology* 29: 247–250.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 23–46.
- Shine, R. y Harlow, P.S. 1996. Maternal manipulation of offspring phenotypes via nest-site selection in an oviparous lizard. *Ecology* 77: 1808–1817.
- Sigé, B., Sempere, T., Butler, R.F., Marshall, L.G. y Crochet, J.Y. 2004. Age and stratigraphic reassessment of the fossil-bearing Laguna Umayo red mudstone unit, SE Peru, from regional stratigraphy, fossil record, and paleomagnetism. *Geobios* 37: 771–794.
- Simkiss, K. 1986. Eggshell conductance - Fick's or Stefan's law? *Respiration Physiology* 65: 213–222.
- Simón, M.E. 2006. Cáscaras de huevos de dinosaurios de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), en Salitral Moreno, provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 43: 513–528.
- Simons, L.S. y Martin, T.E. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the cactus wren. *Ecology* 71: 869–876.
- Sims, P.A., Mann, D.G. y Medlin, L.K. 2006. Evolution of the diatoms: insights from fossil, biological and molecular data. *Phycologia* 45: 361–402.
- Smith, D.L. y Hayward, J.L. 2010. Bacterial decomposition of avian eggshell: a taphonomic experiment. *Palaios* 25: 318–326.
- Soto, M., Perea, D. y Cambiaso, A. 2012. First sauropod (Dinosauria: Saurischia) remains from the Guichón Formation, Late Cretaceous of Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences* 33: 68–79.

- Soto, M., Pol, D. y Perea, D. 2011. A new specimen of *Uruguaysuchus aznarezi* (Croodyliformes: Notosuchia) from the middle Cretaceous of Uruguay and its phylogenetic relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S173–S198.
- Staff, S.S. 1999. *Soil Taxonomy. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys*. U.S Department of Agriculture, Natural Resource Conservation Service, 871 pp.
- Ștefan, A., Lăzăr, C., Berbelac, I. y Udubașa, G. 1988. Evolution of banatitic magmatism in the Apuseni Mountains and associated metallogenesis. *D.S. Inst Geol Geofiz* 72–73: 195–213.
- Stein, K., Csiki, Z., Rogers, K.C., Weishampel, D.B., Redelstorff, R., Carballido, J.L. y Sander, P.M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 9258–9263.
- Stelzner, A., 1871, 1872 y 1873. Comunicaciones al Profesor H.B. Geinitz. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläeontologie, Jahrgang 1872: 193-198 y 630-636, Stuttgart 1872, e Ibidem 1873: 726-746, 1873. Traducido por R. Kittl, 1966 en *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 45: 115–150.
- Stinson, D.W. y Glass, P.O. 1992. The Micronesian megapode *Megapodius laperouse*: conservation and research needs. *Zoologische Verhandelingen* 278: 53–55.
- Tanaka, K., Zelenitsky, D.K. y Therrien, F. 2015. Eggshell porosity provides insight on evolution of nesting in dinosaurs. *Plos One* 10: e0142829.
- Tandon, S.K. y Andrews, J.E. 2001. Lithofacies associations and stable isotopes of palustrine and calcrete carbonates: examples from an Indian Maastrichtian regolith. *Sedimentology* 48: 339–355.
- Tandon, S.K., Sood, A., Andrews, J.E. y Dennis, P.F. 1995. Palaeoenvironments of the dinosaur-bearing Lameta Beds (Maastrichtian), Narmada Valley, Central India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 117: 153–184.
- Tauber, A.A. 2007. Primer yacimiento de huevos de dinosaurios (Cretácico Superior) de la provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 44: 11–28.
- Tedesco, A.M., Limarino, C.O. y Ciccioli, P.L. 2007. Primera edad radiométrica de los depósitos cretácicos de la precordillera central. *Revista de La Asociación Geológica Argentina* 62: 471–474.
- Tøien, Ø., Paganelli, C. V, Rahn, H. y Johnson, R.R. 1987. Influence of eggshell pore shape on gas diffusion. *Journal of Experimental Zoology Suppl.* 1: 181–186.
- Tøien, Ø., Paganelli, C. V, Rahn, H. y Johnson, R.R. 1988. Diffusive resistance of avian eggshell pores. *Respiration Physiology* 74: 345–354.

- Upchurch, P. y Barrett, P.M. 2005. Phylogenetic and taxic perspectives on sauropod diversity. En: Curry-Rogers, K.A. y J.A. Wilson (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California Press, pp. 104–124.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: Weishampel, D.B., P. Dodson y H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria* University of California Press, Berkeley, California, pp. 259–322.
- De Valais, S., Apesteguía, S. y Udrizar Sauthier, D. 2003. Nuevas evidencias de dinosaurios de la Formación Puerto Yeruá (Cretácico), Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 40: 631–635.
- Venczel, M., Vasile, Ş. y Csiki-Sava, Z. 2015. A Late Cretaceous madtsoiid snake from Romania associated with a megaloolithid egg nest - Paleoecological inferences. *Cretaceous Research* 55: 152–163.
- Verdecchia, S.O. y Baldo, E.G. 2010. Geoquímica y procedencia de los metasedimentos orodvícicos del complejo metamórfico La Cébila, provincia de La Rioja, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 97–111.
- Vianey-Liaud, M., Hirsch, K., Sahni, A. y Sigé, B. 1997. Late Cretaceous Peruvian eggshells and their relationships with Laurasian and Eastern Gondwanian material. *Geobios* 30: 75–90.
- Vianey-Liaud, M., Khosla, A. y Garcia, G. 2003. Relationships between European and Indian dinosaur eggs and eggshells of the oofamily Megaloolithidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 575–585.
- Vianey-Liaud, M. y Lopez-Martinez, N. 1997. Late Cretaceous dinosaur eggshells from the Tremp Basin, southern Pyrenees, Lleida, Spain. *Journal of Paleontology* 7: 1157–1171.
- Vianey-Liaud, M., Mallan, P., Buscail, O. y Montgelard, C. 1994. Review of French dinosaur eggshells: morphology, structure, mineral and organic composition. En: Carpenter, K., K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*, Cambridge University Press, pp. 151–183.
- Vieira, W.L.S., Vieira, K.S., Nóbrega, R.P., Montenegro, P.F.G.P., Pereira Filho, G.A., Santana, G.G., Alves, R.R.N., Almeida, W.O. y Vasconcellos, A. 2014. Species richness and evidence of random patterns in assemblages of South American Titanosauria during the Late Cretaceous (Campanian–Maastrichtian). *PLoS ONE* 9: e108307.
- Vila, B., Jackson, F.D. y Galobart, À. 2010a. First data on dinosaur eggs and clutches from Pinyes locality (Upper Cretaceous, Southern Pyrenees). *Ameghiniana* 47: 79–87.
- Vila, B., Jackson, F.D., Fortuny, J., Sellés, A.G. y Galobart, A. 2010b. 3-D modelling of megaloolithid clutches: insights about nest construction and dinosaur behaviour. *PloS One* 5: e10362.
- Vila, B., Galobart, À., Oms, O., Poza, B. y Bravo, A.M. 2010c. Assessing the nesting strategies of Late Cretaceous titanosaurs: 3-D clutch geometry from a new megaloolithid egg site. *Lethaia* 43: 197–208.

- Vila, B., Riera, V., Bravo, A.M., Oms, O., Vicens, E., Estrada, R. y Galobart, À. 2011. The chronology of dinosaur oospecies in south-western Europe: Refinements from the Maastrichtian succession of the eastern Pyrenees. *Cretaceous Research* 32: 378–386.
- Vizán, H., Geuna, S., Melchor, R., Bellosi, E.S., Lagorio, S.L., Vázquez, C., Japas, M.S., Ré, G. y Do Campo, M. 2013. Geological setting and paleomagnetism of the Eocene red beds of Laguna Brava Formation (Quebrada Santo Domingo, northwestern Argentina). *Tectonophysics* 583: 105–123.
- Waitkuwait, W.E. 1989. Present knowledge on the West African slender-snouted crocodile, *Crocodylus cataphractus* Cuvier 1824 and the West African dwarf crocodile, *Osteolaemus tetraspis* Cope 1861. En: IUCN, *Crocodiles. Their Ecology, Management and Conservation*. IUCN/SSC Crocodile Specialist Group, Gland, Switzerland, IUCN Publications. pp. 259–275.
- Walsh, P.T., Hansell, M., Borello, W.D. y Healy, S.D. 2010. Repeatability of nest morphology in African weaver birds. *Biology Letters* 6: 149–51.
- Webb, G.J.W., Messel, H. y Magnusson, W. 1977. The nesting of *Crocodylus porosus* in Arnhem Land, northern Australia. *Copeia* 1977: 238–249.
- Werner, D.I. 1983. Reproduction in the iguana *Conolophus subcristatus* on Fernandina Island, Galapagos: clutch size and migration costs. *The American Naturalist* 121: 757–775.
- Williams, D.L.G., Seymour, R.S. y Kerourio, P. 1984. Structure of fossil dinosaur eggshell from the Aix Basin, France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 45: 23–37.
- Willoughby, B., Steyn, L., Bam, L., Olivier, A.J., Devey, R. y Maina, J.N. 2016. Micro-focus X-ray tomography study of the microstructure and morphometry of the eggshell of ostriches (*Struthio camerus*). *The Anatomical Record* 0: 1–13.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. 217–276.
- Wilson, J.A. y Carrano, M.T. 1999. Titanosaurs and the origin of wide-gauge trackways a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25: 252–267.
- Wilson, J.A. y Upchurch, P. 2003. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria - Sauropoda), the first dinosaur genus with a ‘Gondwanan’ distribution. *Journal of Systematic Palaeontology* 1: 125–160.
- Wilson, J.A., Mohabey, D.M., Peters, S.E. y Head, J.J. 2010. Predation upon hatchling dinosaurs by a new snake from the Late Cretaceous of India. *PLoS Biology* 8: e1000322.
- Winkler, D.W. y Sheldon, F.H. 1993. Evolution of nest construction in swallows (Hirundinidae): a molecular phylogenetic perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 5705–5707.
- Wu, C.-S. y Kam, Y.-C. 2005. Thermal tolerance and thermoregulation by Taiwanese rhacophorid tadpoles (*Buergeria japonica*) living in geothermal hot springs and streams. *Herpetologica* 61: 35–

- Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A.B., Nascimento, P.M., Riccomini, C., Larson, P., Juarez-Valieri, R., Pires-Domingues, R., da Silva, N.J. y de Almeida Campos, D. 2011. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurs. *PLoS ONE* 6: e16663.
- Zhao, Z. y Ding, S. 1976. Discovery of the dinosaurian eggshells from Alxa, Ningxia and its stratigraphic significance. *Vertebrata Palasiatica* 14: 42–44.
- Zhao, Z.-K. 1994. Dinosaur eggs in China: On the structure and evolution of eggshells. En: Carpenter, K., K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*, Cambridge University Press, pp. 184–203.
- Zuzek, A.B. 1978. Descripción Geológica de la Hoja 18 f. Chamental, provincia de La Rioja. *Boletín Del Servicio Geológico Nacional*, 34 pp.
- Zyskowski, K. y Prum, R.O. 1999. Phylogenetic analysis of the nest architecture of neotropical oven-birds (Furnariidae). *The Auk* 116: 891–911.

APÉNDICE 1

Continente	País	Región	Localidad - Area*
Sudamérica	Argentina	Chubut	Huanimán
		Entre Ríos	Ita-i-cora
		La Rioja	Sanagasta
			Tama
		Neuquén	Auca Mahuevo
		Río Negro	Bajo de Santa Rosa- Salinas de Trapalcó Salitral Ojo de Agua, Salitral Moreno Yaminué
		Salta	
	Perú	Bagua	Fundo El Triunfo (Bagua)
		Laguna Umayo	Laguna Umayo
	Uruguay	Soriano	Palmitas
		Río Negro	Algorta
		Paysandú	Forestal Caja Bancaria Quarry
			El Quebracho
Europa	Brasil	Minas Gerais	Peirópolis
	España	Sur de los Pirineos	Ager syncline* Coll de Nargó syncline* / Pynies Trempe syncline*
			Vallcebre syncline*
	Francia	Aix	Rennes-le-Château
			Albas
	Rumania	Hațeg	Nălaț-Vad Totești
	China	Henan	Xixia
			Xiaguan Wulichuan
Asia	India	Gujarat	Dholi Dungri Kehempur, Rahioli, etc.
		Madhya Pradesh	Bagh-Padalya-Borkui, Jabalpur, etc.
		Maharashtra	Takli, Pisdura, Pavna
	Mongolia	Gobi	Algui Ulaan Tsav
	Corea del Sur	Sur de Corea del Sur	Boseong
		Oeste-medio de Corea del Sur	Sihwa - Whaseong

Continua...

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

Formación	Edad - Piso	Taxón más inclusivo	Morfología
Cerro Barcino	Aptian-Albian	Titanosauriformes	X
Puerto Yaruá	Cretacico	Titanosauria	X
Los Llanos	Hauterivian?- Cenomanian?	Titanosauria	X
Los Llanos	Campaniano?	Titanosauria	X
Anacleto	Campaniano	Lithostrotia	X
Allen	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria	X
Allen	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria	X
Allen	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria	X
Los Blanquitos	Coniaciano? - Campaniano	Titanosauria?	?
Bagua	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria?	?
Umayo (Fm. Muñani)	Cretacico Superior?	Titanosauria?	?
Mercedes	Campaniano - Maastrichtiano	?	X
Mercedes	Campaniano - Maastrichtiano	?	X
Mercedes	Campaniano - Maastrichtiano	?	X - ?
Guichón	Cretacico Superior	?	X - ?
Marília	Campaniano?	Titanosauria	X
Aren Sandstone - Tremp	Maastrichtiano alto	Titanosauria?	X
Tremp	Maastrichtiano	Titanosauria?	X
Aren Sandstone - Tremp	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria?	X
Tremp	Campaniano - Maastrichtiano	Titanosauria?	X
"Rognacian"	Maastrichtiano alto	Titanosauria	X
	Maastrichtiano alto	Titanosauria	X
Sânpetru	Maastrichtiano	Titanosauria	X
Sânpetru	Maastrichtiano	Titanosauria	X
Gaogou	Turoniano - Cenomaniano	Sauropoda?	?
Xiaguan	Cretacico Superior	Sauropoda?	?
Zhuyangguan	Cretacico Superior	Sauropoda?	?
Lameta	Maastrichtiano	Titanosauria	X
Lameta	Maastrichtiano	Titanosauria?	X - ?
Lameta	Maastrichtiano	Titanosauria?	X - ?
Lameta	Maastrichtiano	Titanosauria?	X - ?
Barun-Goyot	Cretacico Superior	Sauropoda?	-
?	Aptiano	Lithostrotia	X
Seonso	Cretacico Superior	Titanosauria	X
Sihwa	Aptiano	Sauropoda?	?

Continua...

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

Dist. espacial de los huevos	Transporte	Sedimento y ambiente	Vulcanismo	Clima
?	AL	-	-	-
?	AL	-	-	-
X	AU	X	X	X
X	AU	X - ?	?	?
X	AU - PA	X	X	X
-	AU	X - ?	?	X
-	AU	X - ?	?	X
?	AU? - PA?	X	?	?
?	?	?	?	?
?	?	X	?	?
?	?	X	?	?
?	?	X - ?	-	X
?		X - ?	-	?
?	AU? - PA?	X	-	X
?	AU? - PA?	X - ?	-	X
?	AU? - PA?	X - ?	-	?
?	AU? - PA?	X - ?	X	X
X - ?	AU - PA?	X - ?	X	X
X - ?	AU? - PA?	X - ?	X	X
X - ?	AU? - PA?	X - ?	X	X
X	AU	X	X	X
X	AU	X	X	X
X	AU	X	X	X
X	AU	X	X	X
?	?	X	-	-
?	?	X	-	-
?	?	X	-	-
X	AU	X	X	X
X - ?	?	X - ?	X	X
X - ?	AU - PA?	X - ?	X	X
X - ?	AU - PA?	X - ?	X	X
-	-	-	-	-
-	-	-	-	-
X	AU - PA?	X	X	X
X	AU - PA?	X	X	X

Continúa...

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

Vegetación	Referencia
-	Argañaraz <i>et al.</i> , 2013
-	de Valais <i>et al.</i> , 2003; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012a
X	Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012a
?	Hechenleitner <i>et al.</i> , 2015; Carignano <i>et al.</i> , 2013
X	Chiappe <i>et al.</i> , 1998; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2004; Garrido, 2010; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012a
?	Simón, 2006; Salgado <i>et al.</i> , 2007; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012a
?	Simón, 2006; Salgado <i>et al.</i> , 2007; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012a
?	Manera de Bianco, 1996; Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012a
?	Powell, 1993, 1994, 1998; Marquillas <i>et al.</i> , 2005; Becker <i>et al.</i> , 2015
?	Vianey-Liaud <i>et al.</i> , 1997; Mournier <i>et al.</i> , 1988
?	Vianey-Liaud <i>et al.</i> , 1997; Sigé <i>et al.</i> , 2004
?	Faccio, 1994; Soto <i>et al.</i> , 2011
?	Faccio, 1994; Soto <i>et al.</i> , 2011
?	Alonso-Zarza <i>et al.</i> , 2011; Soto <i>et al.</i> , 2011
?	Soto <i>et al.</i> , 2012
?	Grellet-Tinner y Zaher, 2007
?	Vianey-Liaud y López-Martínez, 1997; López-Martínez, 2000; Sellés y Vila, 2015
X	López-Martínez, 2000; Sander <i>et al.</i> , 2008; Vila <i>et al.</i> , 2010a; 2010b; 2011; Sellés y Vila, 2015
?	Sander <i>et al.</i> , 1998; 2008; López-Martínez, 2000; Sellés y Vila, 2015
?	Bravo y Vila, 2005; Vila <i>et al.</i> , 2009; Vila <i>et al.</i> , 2011; Sellés y Vila, 2015
X	Cousin y Breton, 2000
X	Cousin y Breton, 2000
X	Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012b
X	Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2012b
-	Zhao, 1994; Liang <i>et al.</i> , 2009
-	Liang <i>et al.</i> , 2009
-	Liang <i>et al.</i> , 2009
X	Wilson <i>et al.</i> , 2010
X	Mohabey, 1998; Fernández y Khosla, 2015
X	Mohabey, 1998; Fernández y Khosla, 2015
X	Mohabey, 1996; 1998; Fernández y Khosla, 2015
-	Zhao y Ding, 1976; Mikhailov, 1991, 1994, 1995
-	Grellet-Tinner <i>et al.</i> , 2011
X	Huh y Zelenitsky, 2002; Kim <i>et al.</i> , 2009a; Paik <i>et al.</i> , 2004; 2012
-	Lee, 2003; Lee <i>et al.</i> , 2001; Kim <i>et al.</i> , 2009b

APÉNDICE 2

Espesor de la cáscara (mm)	A_p (cm ²)	R_{diff} (día*Torr*mg ⁻¹)	G_{H_2O} (mgH ₂ O día ⁻¹ Torr ⁻¹) derivada a partir de R_{diff}	G_{H_2O} (usando la eq. 1)
0	98.14	1.00E-06	997793.01	-
0.02	98.14	9.26E-07	518584.51	1008849.31
0.04	96.31	9.44E-07	348181.25	495003.03
0.06	90.64	1.00E-06	258076.08	310579.65
0.08	95.34	9.53E-07	207115.66	244995.76
0.10	90.49	1.00E-06	171446.95	186027.05
0.12	88.80	1.02E-06	145850.94	152127.01
0.14	85.96	1.06E-06	126363.61	126232.64
0.16	86.27	1.05E-06	111517.50	110854.48
0.18	87.63	1.04E-06	99955.24	100081.61
0.20	90.34	1.01E-06	90821.94	92866.52
0.22	97.91	9.28E-07	83759.93	91494.89
0.24	101.95	8.92E-07	77939.92	87333.82
0.26	121.90	7.46E-07	73659.14	96385.37
0.28	122.35	7.43E-07	69837.64	89834.80
0.31	122.76	7.40E-07	66403.86	84122.00
0.33	125.21	7.26E-07	63350.17	80443.00
0.35	124.39	7.31E-07	60547.47	75215.81
0.37	125.62	7.24E-07	58006.17	71735.05
0.39	125.54	7.24E-07	55668.20	67917.32
0.41	121.87	7.46E-07	53449.10	62637.13
0.43	105.09	8.65E-07	51087.35	51438.72
0.45	104.23	8.72E-07	48908.44	48699.68
0.47	104.39	8.71E-07	46910.66	46652.02
0.49	104.54	8.69E-07	45072.32	44775.01
0.51	107.30	8.47E-07	43414.68	44117.28
0.53	108.52	8.38E-07	41891.39	42903.62
0.55	109.49	8.30E-07	40483.58	41685.82
0.57	112.76	8.06E-07	39204.21	41395.03
0.59	114.79	7.92E-07	38023.81	40686.51
0.61	115.94	7.84E-07	36923.18	39726.75
0.63	118.96	7.64E-07	35910.09	39445.39
0.65	122.64	7.41E-07	34979.13	39394.60
0.67	126.21	7.20E-07	34119.65	39314.50
0.69	130.09	6.99E-07	33325.19	39329.50
0.71	132.70	6.85E-07	32581.49	38973.28
0.73	133.00	6.83E-07	31871.82	37976.07
0.75	133.88	6.79E-07	31196.80	37195.30
0.77	135.20	6.72E-07	30555.93	36571.68
0.79	137.15	6.63E-07	29949.43	36147.94
0.81	138.68	6.55E-07	29372.87	35638.48
0.83	140.29	6.48E-07	28824.34	35173.43
0.85	141.67	6.42E-07	28300.98	34673.25
0.88	142.43	6.38E-07	27798.90	34047.15
0.90	144.77	6.28E-07	27322.02	33820.06

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

0.92	146.21	6.22E-07	26865.71	33398.15
0.94	147.96	6.14E-07	26429.53	33064.31
0.96	148.77	6.11E-07	26009.54	32537.11
0.98	149.29	6.09E-07	25604.09	31970.62
1.00	147.85	6.15E-07	25207.31	31015.42
1.02	146.33	6.21E-07	24818.70	30082.39
1.04	146.65	6.20E-07	24442.71	29558.05
1.06	144.77	6.28E-07	24073.27	28616.98
1.08	143.01	6.36E-07	23710.49	27736.63
1.10	143.69	6.33E-07	23360.12	27351.68
1.12	144.53	6.29E-07	23021.91	27012.31
1.14	144.56	6.29E-07	22693.42	26534.72
1.16	146.17	6.22E-07	22377.64	26359.93
1.18	149.37	6.09E-07	22077.01	26472.27
1.20	152.31	5.97E-07	21789.93	26535.49
1.22	153.35	5.93E-07	21512.09	26271.42
1.24	153.28	5.93E-07	21241.13	25829.79
1.26	154.61	5.88E-07	20979.15	25633.04
1.28	154.71	5.87E-07	20723.73	25243.13
1.30	154.56	5.88E-07	20474.20	24823.65
1.32	152.65	5.95E-07	20227.60	24139.52
1.34	152.10	5.98E-07	19986.01	23688.72
1.36	152.50	5.96E-07	19750.74	23397.00
1.38	153.37	5.93E-07	19522.23	23184.60
1.40	154.22	5.89E-07	19300.17	22974.48
1.42	153.97	5.90E-07	19082.75	22610.00
1.45	155.48	5.85E-07	18872.21	22509.89
1.47	155.10	5.86E-07	18665.78	22143.43
1.49	155.60	5.84E-07	18464.45	21909.66
1.51	155.78	5.83E-07	18267.64	21638.86
1.53	158.48	5.74E-07	18078.23	21720.98
1.55	161.43	5.63E-07	17896.08	21834.33
1.57	163.62	5.56E-07	17719.91	21842.35
1.59	167.96	5.41E-07	17551.60	22134.57
1.61	170.65	5.33E-07	17389.04	22204.56
1.63	169.94	5.35E-07	17228.80	21835.13
1.65	170.63	5.33E-07	17072.11	21653.00
1.67	170.46	5.33E-07	16918.10	21367.75
1.69	170.81	5.32E-07	16767.15	21153.78
1.71	172.04	5.28E-07	16619.93	21053.09
1.73	173.76	5.23E-07	16476.68	21012.94
1.75	174.77	5.20E-07	16336.69	20889.82
1.77	176.50	5.15E-07	16200.40	20854.00
1.79	177.93	5.11E-07	16067.43	20784.08
1.81	175.97	5.17E-07	15935.18	20323.81
1.83	174.01	5.22E-07	15803.63	19873.77
1.85	172.04	5.28E-07	15672.77	19433.62
1.87	169.79	5.35E-07	15542.37	18971.09

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

1.89	167.71	5.42E-07	15412.55	18537.18
1.91	167.71	5.42E-07	15284.88	18339.97
1.93	166.71	5.45E-07	15158.55	18038.60
1.95	166.30	5.47E-07	15033.99	17806.15
1.97	165.24	5.50E-07	14910.69	17510.99
1.99	163.96	5.54E-07	14788.44	17197.30
2.01	161.46	5.63E-07	14666.35	16764.41
2.04	158.83	5.72E-07	14544.28	16326.81
2.06	156.77	5.80E-07	14422.65	15954.78
2.08	154.13	5.90E-07	14301.02	15532.39
2.10	151.77	5.99E-07	14179.58	15146.75
2.12	152.52	5.96E-07	14060.76	15074.35
2.14	152.28	5.97E-07	13943.73	14907.87
2.16	151.03	6.02E-07	13827.70	14646.20
2.18	151.33	6.01E-07	13713.80	14538.05
2.20	154.19	5.89E-07	13603.83	14675.67
2.22	156.94	5.79E-07	13497.48	14799.72
2.24	160.42	5.67E-07	13395.04	14990.78
2.26	165.14	5.50E-07	13297.01	15292.76
2.28	167.70	5.42E-07	13201.86	15391.29
2.30	169.88	5.35E-07	13109.27	15453.77
2.32	171.15	5.31E-07	13018.63	15431.92
2.34	174.10	5.22E-07	12930.74	15561.52
2.36	176.20	5.16E-07	12845.06	15614.01
2.38	178.36	5.10E-07	12761.52	15670.16
2.40	180.71	5.03E-07	12680.14	15742.35
2.42	182.95	4.97E-07	12600.75	15803.23
2.44	185.06	4.91E-07	12523.25	15851.95
2.46	189.75	4.79E-07	12448.57	16119.65
2.48	196.07	4.64E-07	12377.14	16519.89
2.50	201.23	4.52E-07	12308.33	16816.93
2.52	205.98	4.41E-07	12241.84	17074.68
2.54	210.80	4.31E-07	12177.56	17334.73
2.56	216.22	4.20E-07	12115.54	17639.44
2.58	220.20	4.13E-07	12055.25	17822.54
2.61	223.81	4.06E-07	11996.52	17973.55
2.63	227.26	4.00E-07	11939.23	18108.75
2.65	231.21	3.93E-07	11883.46	18281.97
2.67	234.46	3.88E-07	11828.96	18397.45
2.69	238.47	3.81E-07	11775.87	18569.90
2.71	241.64	3.76E-07	11723.94	18675.45
2.73	248.88	3.65E-07	11673.95	19091.59
2.75	256.95	3.54E-07	11625.94	19564.91
2.77	265.14	3.43E-07	11579.79	20040.12
2.79	269.84	3.37E-07	11534.80	20245.99
2.81	274.02	3.32E-07	11490.84	20411.11
2.83	274.84	3.31E-07	11447.33	20324.84
2.85	275.36	3.30E-07	11404.24	20217.84

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

2.87	278.91	3.26E-07	11362.01	20333.20
2.89	281.33	3.23E-07	11320.46	20365.06
2.91	282.85	3.21E-07	11279.43	20331.99
2.93	283.02	3.21E-07	11238.71	20202.86
2.95	281.38	3.23E-07	11198.06	19947.40
2.97	279.95	3.25E-07	11157.50	19710.09
2.99	278.86	3.26E-07	11117.07	19499.64
3.01	277.29	3.28E-07	11076.70	19258.63
3.03	276.71	3.28E-07	11036.55	19089.91
3.05	274.43	3.31E-07	10996.35	18805.84
3.07	272.89	3.33E-07	10956.22	18576.86
3.09	273.91	3.32E-07	10916.53	18523.22
3.11	273.48	3.32E-07	10877.07	18373.33
3.13	271.86	3.34E-07	10837.65	18146.42
3.15	270.79	3.36E-07	10798.37	17957.78
3.17	272.09	3.34E-07	10759.56	17928.34
3.20	273.20	3.33E-07	10721.18	17887.35
3.22	274.96	3.31E-07	10683.32	17888.32
3.24	276.40	3.29E-07	10645.92	17869.11
3.26	279.15	3.26E-07	10609.14	17933.67
3.28	285.19	3.19E-07	10573.39	18208.26
3.30	291.59	3.12E-07	10538.66	18501.73
3.32	299.62	3.03E-07	10505.07	18894.91
3.34	308.22	2.95E-07	10472.63	19318.33
3.36	316.81	2.87E-07	10441.25	19736.62
3.38	322.63	2.82E-07	10410.63	19978.39
3.40	328.85	2.76E-07	10380.76	20241.28
3.42	333.61	2.72E-07	10351.48	20411.94
3.44	338.24	2.69E-07	10322.77	20572.67
3.46	344.16	2.64E-07	10294.70	20810.13
3.48	346.40	2.62E-07	10266.97	20822.85
3.50	347.22	2.62E-07	10239.45	20750.74
3.52	348.10	2.61E-07	10212.15	20683.32
3.54	349.18	2.60E-07	10185.07	20628.20
3.56	351.03	2.59E-07	10158.28	20618.76
3.58	354.34	2.57E-07	10131.88	20695.24
3.60	357.53	2.54E-07	10105.85	20763.30
3.62	364.45	2.49E-07	10080.44	21046.07
3.64	368.98	2.46E-07	10055.47	21189.05
3.66	370.07	2.46E-07	10030.70	21133.70
3.68	371.84	2.44E-07	10006.17	21117.35
3.70	374.35	2.43E-07	9981.91	21143.04
3.72	376.17	2.42E-07	9957.90	21129.75
3.74	381.61	2.38E-07	9934.33	21318.51
3.77	385.30	2.36E-07	9911.11	21408.43
3.79	384.87	2.36E-07	9887.96	21269.62
3.81	382.23	2.38E-07	9864.77	21010.80
3.83	381.31	2.38E-07	9841.63	20848.57

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

3.85	377.97	2.40E-07	9818.39	20556.54
3.87	373.14	2.44E-07	9794.96	20187.40
3.89	368.81	2.46E-07	9771.37	19848.71
3.91	364.72	2.49E-07	9747.64	19526.08
3.93	363.22	2.50E-07	9723.92	19345.27
3.95	363.33	2.50E-07	9700.32	19251.07
3.97	364.85	2.49E-07	9676.94	19232.53
3.99	366.07	2.48E-07	9653.74	19198.49
4.01	367.84	2.47E-07	9630.77	19193.30
4.03	372.61	2.44E-07	9608.19	19344.07
4.05	379.21	2.40E-07	9586.12	19588.02
4.07	384.45	2.36E-07	9564.44	19759.36
4.09	389.88	2.33E-07	9543.16	19938.31
4.11	399.07	2.28E-07	9522.46	20307.34
4.13	406.70	2.23E-07	9502.24	20593.75
4.15	413.81	2.20E-07	9482.45	20851.14
4.17	421.10	2.16E-07	9463.08	21115.14
4.19	428.81	2.12E-07	9444.14	21397.34
4.21	437.38	2.08E-07	9425.64	21719.43
4.23	445.26	2.04E-07	9407.54	22004.36
4.25	450.80	2.02E-07	9389.73	22171.47
4.27	457.03	1.99E-07	9372.22	22370.72
4.29	460.82	1.97E-07	9354.93	22449.64
4.31	468.86	1.94E-07	9338.00	22733.32
4.34	475.94	1.91E-07	9321.37	22968.53
4.36	485.12	1.87E-07	9305.12	23302.09
4.38	494.00	1.84E-07	9289.22	23618.25
4.40	501.67	1.81E-07	9273.61	23873.94
4.42	506.05	1.80E-07	9258.19	23971.47
4.44	510.79	1.78E-07	9242.96	24084.65
4.46	514.57	1.77E-07	9227.90	24152.25
4.48	515.57	1.76E-07	9212.91	24089.24
4.50	515.28	1.76E-07	9197.96	23966.94
4.52	510.73	1.78E-07	9182.93	23648.28
4.54	507.89	1.79E-07	9167.86	23410.99
4.56	501.35	1.81E-07	9152.65	23006.39
4.58	497.28	1.83E-07	9137.36	22718.23
4.60	496.98	1.83E-07	9122.12	22604.10
4.62	492.56	1.85E-07	9106.79	22304.36
4.64	489.96	1.86E-07	9091.43	22089.31
4.66	485.85	1.87E-07	9075.99	21808.43
4.68	481.57	1.89E-07	9060.47	21522.45
4.70	478.48	1.90E-07	9044.90	21291.59
4.72	476.42	1.91E-07	9029.32	21108.80
4.74	475.90	1.91E-07	9013.78	20995.27
4.76	474.86	1.91E-07	8998.25	20859.85
4.78	473.36	1.92E-07	8982.73	20705.12
4.80	473.56	1.92E-07	8967.27	20626.45

DINOSAURIOS SAURÓPODOS DE LA FORMACIÓN LOS LLANOS

4.82	471.78	1.93E-07	8951.81	20462.16
4.84	471.38	1.93E-07	8936.38	20358.78
4.86	473.98	1.92E-07	8921.09	20385.43
4.88	477.85	1.90E-07	8905.98	20466.43
4.90	485.15	1.87E-07	8891.15	20692.59
4.93	494.68	1.84E-07	8876.64	21011.87
4.95	504.01	1.80E-07	8862.46	21320.27
4.97	512.88	1.77E-07	8848.56	21606.43
4.99	520.99	1.74E-07	8834.92	21858.62
5.01	526.10	1.73E-07	8821.45	21983.26
5.03	529.52	1.72E-07	8808.12	22036.55
5.05	530.43	1.71E-07	8794.84	21985.42
5.07	535.06	1.70E-07	8781.72	22088.19
5.09	542.36	1.68E-07	8768.82	22300.26
5.11	549.96	1.65E-07	8756.13	22522.35
5.13	558.64	1.63E-07	8743.67	22787.23
5.15	566.38	1.60E-07	8731.42	23011.46
5.17	572.44	1.59E-07	8719.33	23166.04
5.19	576.78	1.58E-07	8707.37	23250.24
5.21	583.28	1.56E-07	8695.57	23420.43
5.23	589.99	1.54E-07	8683.93	23597.62
5.25	595.89	1.53E-07	8672.45	23741.32
5.27	598.05	1.52E-07	8661.03	23735.31
5.29	600.14	1.51E-07	8649.68	23726.78
5.31	602.61	1.51E-07	8638.41	23733.16
5.33	603.01	1.51E-07	8627.18	23658.38
5.35	604.33	1.50E-07	8616.00	23619.75
5.37	605.91	1.50E-07	8604.88	23592.04
5.39	609.42	1.49E-07	8593.85	23639.17
5.41	613.52	1.48E-07	8582.92	23708.56
5.43	615.46	1.48E-07	8572.06	23694.34
5.45	613.74	1.48E-07	8561.19	23540.11
5.47	612.80	1.48E-07	8550.33	23416.83
5.50	612.22	1.48E-07	8539.49	23307.83
5.52	611.65	1.49E-07	8528.67	23200.12
5.54	609.80	1.49E-07	8517.84	23045.06
5.56	606.38	1.50E-07	8506.98	22831.90
5.58	604.55	1.50E-07	8496.11	22679.80
5.60	605.47	1.50E-07	8485.29	22631.83